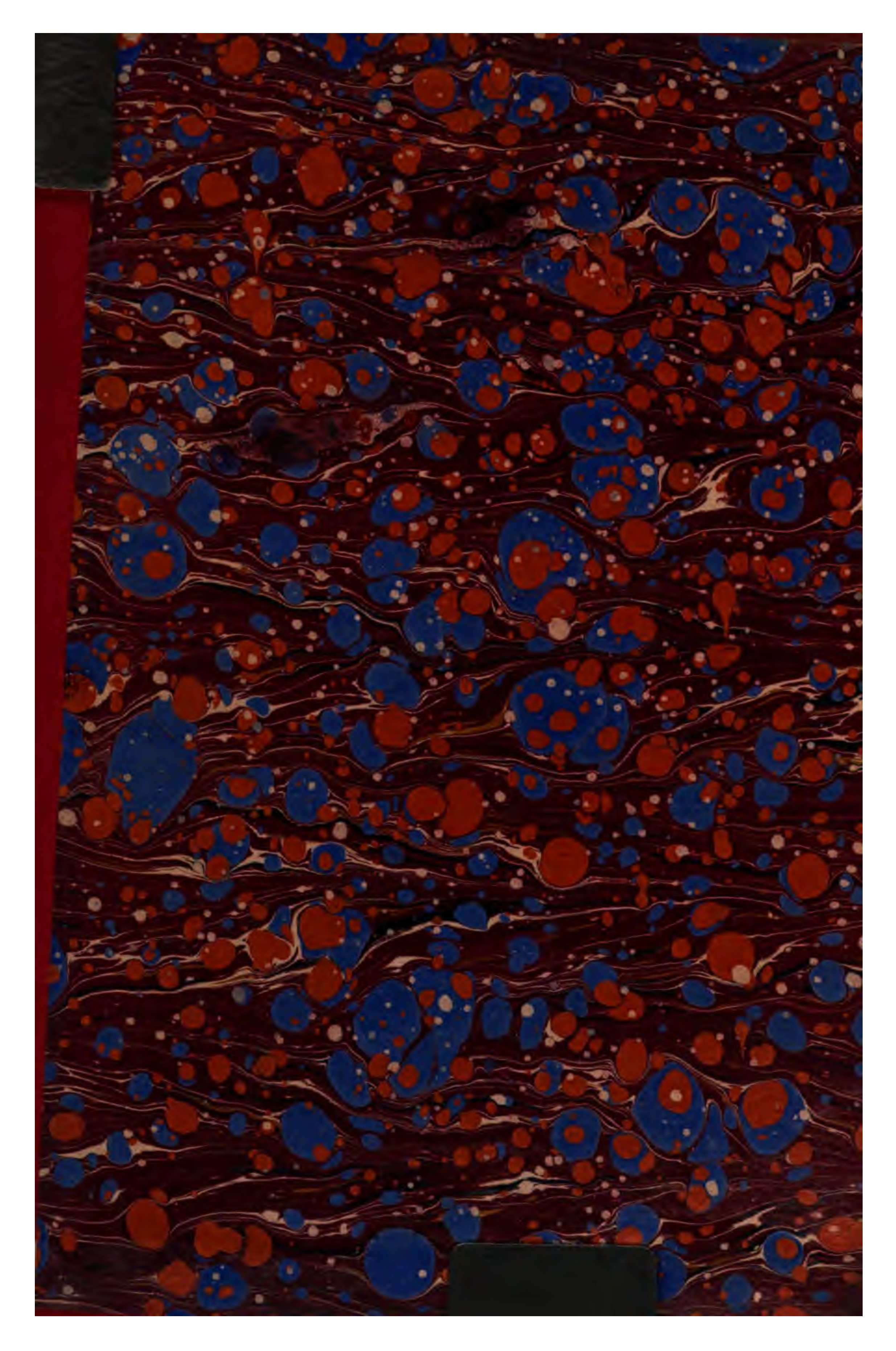
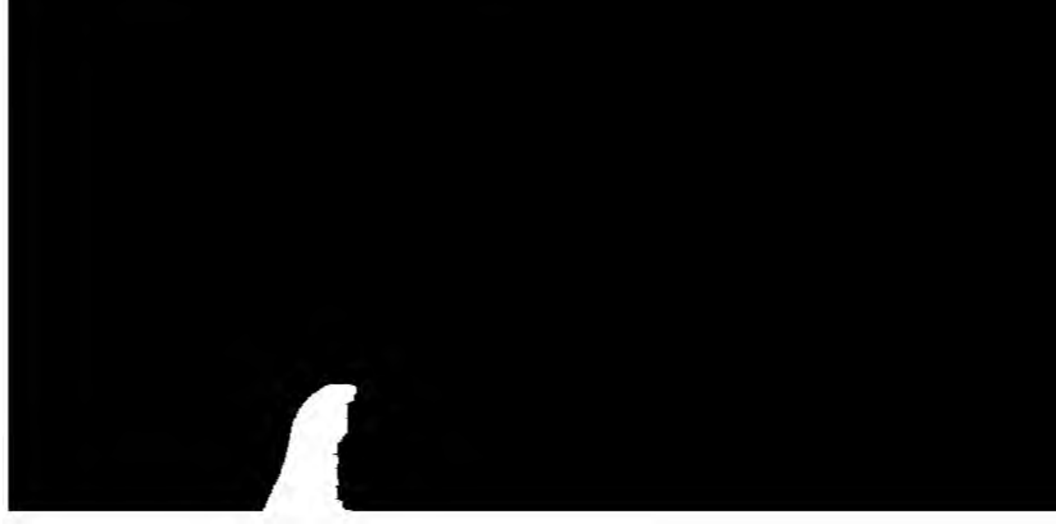

Google



















JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Achtunddreissigster Band. Erstes Heft
Mit 3 Tafeln und 15 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1902

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29**

Inhalt des vorliegenden Heftes.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

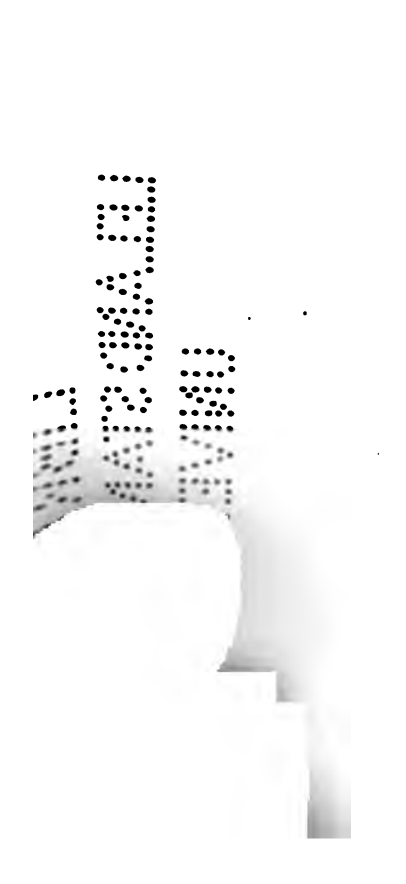
Achtunddreissigster Band

Mit 8 lithographirten Tafeln und 21 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1903



Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen.

Von

Frank Marion Andrews.

Mit Tafel I und 5 Textfiguren.

Einleitung.

Die einzigen Untersuchungen, welche auf botanischem Gebiete über die Wirkungen einer sehr hohen Centrifugalkraft auf Pflanzen angestellt wurden, sind von Mottier[1]) in dem Laboratorium von Prof. Pfeffer ausgeführt. Ausserdem hat Miehe[2]) von der Centrifuge bei einigen Experimenten Gebrauch gemacht.

Zwar hat man die Centrifugalkraft schon vor langer Zeit beim Studium des Geotropismus und des Wachsthums angewandt, doch betrug in diesen Fällen die Intensität nur einige g, während sie bei meinen Experimenten die Höhe von ca. 4400 g erreichte.

Die zum Centrifugiren benutzte Maschine war eine Milchcentrifuge, in deren Trommel auf dem Boden eine hölzerne Scheibe mit Hilfe eiserner Klammern befestigt war. Auf dieser hölzernen Scheibe waren in gleichen Abständen von einander acht starke Messingcylinder angebracht, welche die später zu erwähnenden Glascylinder während des Centrifugirens aufnahmen. Sowohl der Abstand der Glascylinder von der Achse als auch die Geschwindigkeit der Umdrehungen konnte variirt werden, sodass die Zahl der g beliebig vermehrt und vermindert werden

---

1) Mottier, The effect centrifugal force upon the cell. Annals of Botany 1899, Vol. XIII, p. 325.

2) Miehe, Ueber Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora 1901, Bd. 88, p. 109.

konnte[1]). — Bei der vorliegenden Untersuchung wurden an verschiedenen Pflanzen folgende Fragen zu lösen versucht: Welche Verlagerungen treten bei Einwirkung sehr hoher Centrifugalkräfte in dem Zellinhalte ein? Wie wirken sie auf die ganze Pflanze, besonders auf ihr Wachsthum? Wie rasch und in welcher Weise werden die Veränderungen rückgängig gemacht? Hieran schlossen sich einige specielle Fragen, auf die ich an dieser Stelle nicht weiter eingehen werde.

Ich beginne diese Erörterung mit meinen Beobachtungen über die Wirkung der Centrifugalkraft auf Samen.

Theil I.

Oel- und proteïnhaltige Samen.

Beispiele: *Ricinus communis*,
Helianthus annuus,
Cucurbita Pepo.

Nachdem ich mich an mikroskopischen Schnitten von der Richtung der langen Achse der Zellen überzeugt hatte, wurden die oben erwähnten Samen in drei verschiedenen Richtungen centrifugirt, nämlich:

a) transversal, d. h. parallel zu der langen Achse der meisten Zellen,
b) nach dem Hypokotyl hin, und
c) nach dem Stamm hin, beides auf den Embryo bezogen.

Zunächst wurden die Samen 12 Stunden lang in Wasser quellen gelassen, um den turgescenten Zustand herzustellen. Diejenigen, welche transversal centrifugirt werden sollten, wurden einfach auf



cylinder gelegt und dann mit einer zweiten feuchten Watteschicht bedeckt. Dieses diente nicht nur dazu, die Samen feucht zu halten, sondern auch um sie in ihrer Lage zu fixiren, da die Glascylinder in der Trommel der Centrifuge, so lange diese in Ruhe war, horizontal lagen.

Diejenigen Samen hingegen, welche nach dem Hypokotyl und nach dem Stengel hin centrifugirt werden sollten, wurden in ihrer zu der Richtung der Centrifugalkraft parallelen Lage in folgender Weise fixirt: In eine Korkscheibe von 1 cm Dicke, die genau in den Glascylinder hineinpasste, wurden Löcher gebohrt, welche gerade die Grösse des Samens oberhalb des Embryos besassen. Diese Anordnung sollte dazu dienen, dass nur die oberen und breiteren Theile der Samen den Druck auszuhalten hatten, während das Embryoende frei und unverletzt beim Centrifugiren blieb. In der umgekehrt longitudinalen Lage war diese Gefahr nicht vorhanden. Die Glascylinder wurden dann mit einem starken Kork geschlossen und die Samen 3 Stunden lang einer Centrifugalkraft von ungefähr 4400 g unterworfen. Da in diesem Falle einer der Zellbestandtheile Oel war, schien es räthlich, das Zimmer, in welchem die Centrifuge sich befand, auf 26° C. zu erwärmen, um das Oel gut flüssig zu erhalten. Sofort nach dem Centrifugiren wurden Freihandschnitte gemacht und diese mit starker Chrom-Osmium-Essigsäure[1]) behandelt. Auf diese Weise wurde das Oel geschwärzt und seine Vertheilung trat sehr scharf hervor. Gleichzeitig wurden kleine Stückchen von jedem der oben erwähnten Samen in derselben Flüssigkeit fixirt, mit Wasser ausgewaschen, allmählich mit Alkohol entwässert, dann in Chloroform gebracht und schliesslich in Paraffin eingebettet. Dann wurden Serienschnitte auf einem Jung'schen Mikrotom hergestellt, diese nach der Safranin-Gentianaviolett-Orange-G-Methode gefärbt und in Balsam eingeschlossen. Obwohl das Chromsäuregemisch das stärkste war, welches eben noch angewandt werden konnte, ohne die Gewebe zu schädigen, so waren doch nur die ersten zwei oder drei peripheren Zellreihen von dem Fixirungsmittel durchdrungen.

Vor dem Centrifugiren liegt das bei *Cucurbita*, *Helianthus* und besonders bei *Ricinus* sehr reichlich vorhandene Oel regelmässig zwischen den Proteïnkörnern vertheilt. Dass dasselbe für die Lage der Proteïnkörner zutrifft, kann leicht an jedem gut

1) Zimmermann, Botanische Mikrotechnik 1892, p. 175.

gelungenen frischen Schnitte festgestellt werden. Und dass es gleicherweise richtig ist für das Oel, zeigt bei Anwendung von Chrom-Osmium-Essigsäure die gleichmässige Schwärzung der Zellen.

Unmittelbar nach dem Centrifugiren ist eine vollkommene Veränderung in der Anordnung des Zellinhaltes eingetreten, indem je nach der Grösse der Zellen eine mehr oder weniger ausgeprägte Trennung des Oels und der Proteïnkörner stattgefunden hat. In jeder Zelle, in welcher Proteïnkörner vorhanden waren, waren sie, einerlei, in welcher Richtung centrifugirt wurde, nach dem centrifugalen [1]) Ende geschleudert worden (Fig. 1—4, Taf. I). Sie waren durch den ausgeübten Druck so fest zusammengepresst, dass, so weit es ihre Form erlaubte, der ganze verfügbare Raum von ihnen vollständig eingenommen war. Oft waren sie auf einen Haufen gedrängt und lagen in einer unregelmässigen, nach den verschiedensten Richtungen vorspringenden compacten Masse in den Zellen. Diese dichte Lagerung war besonders deutlich, wenn die Centrifugalkraft in der Richtung der grösseren Zellachse gewirkt hatte, während in quer centrifugirten Zellen die Zusammenhäufung etwas lockerer war. Dies trifft besonders zu für *Cucurbita*, wo ausserdem die unregelmässigen polygonalen Proteïnkörner nicht geeignet sind, sich eng aneinander zu schliessen. Das Oel war nach dem centripetalen Ende der Zelle gedrängt. Dies ist auch ohne die Anwendung von Reagentien deutlich, aber um ganz sicher zu sein, wurde immer starke Chrom-Osmium-Essigsäure angewandt. Das Oel erscheint dann als eine tiefschwarz gefärbte Masse, deren Färbungsintensität in der unmittelbaren Nachbarschaft der centripetalen Zellwand ein wenig grösser ist und sich auch nach der anderen Seite nach einer lichteren Zone zu etwas abschattirt. An dieser Stelle bildet auch das Oel, wenn die Centrifugalkraft parallel zur Längsachse der Zellen gewirkt hatte, nicht eine gerade Grenzlinie, sondern zeigt einen sehr deutlichen Meniscus (Fig. 1, 2 und 3, Taf. I). Die Krümmung des Meniscus variirt im Verhältniss zur Weite der Zellen, d. h. wenn der Durchmesser der Zelle wächst, wird der bogige Verlauf flacher und flacher, bis

1) Ich gebrauche die Ausdrücke „centrifugales resp. centripetales Ende“, im ersteren Falle, um dasjenige Ende oder diejenige Seite der Zelle zu bezeichnen, wohin beim Centrifugiren der Zellinhalt geschleudert wird, im letzteren Falle zur Bezeichnung der anderen gegenüberliegenden Zellseite. Körper, welche nach dem centrifugalen resp. centripetalen Ende gehen, zeigen damit selbstverständlich an, dass ihr specifisches Gewicht grösser bezw. kleiner ist als der Zellsaft.

schliesslich, wenn die Centrifugalkraft in der Querrichtung gewirkt hatte, die Längsachse der Zelle also dazu senkrecht stand, die Krümmung beinahe gänzlich verschwindet.

Wir haben jetzt einen sehr deutlichen Contrast in den beiden Zellenden, in dem einen liegen die hellgefärbten Proteïnkörner, in dem andern das geschwärzte Oel. Wie oben schon angedeutet wurde, ist es zuerst unmöglich, in normal gefüllten Zellen durch die Centrifugalkraft das Oel und die Proteïnkörner vollständig von einander zu trennen und zwar deswegen, weil bei der starken Füllung der Zellen die beiden durch das Centrifugiren gesonderten Schichten sich in der Mitte eine Strecke weit gegenseitig verdecken und so keine deutliche Grenze sichtbar wird.

Eine sehr scharfe Sonderung lässt sich jedoch dadurch erzielen, dass man die Samen zunächst einige Tage wachsen lässt. Schneidet man jetzt die Wurzeln ab und centrifugirt die Samen, so ist die Separation der beiden Reservestoffe in den theilweise entleerten Zellen sehr gut ausgeprägt. Das geschwärzte Oel und die Proteïnkörner, welche durch das Safranin intensiv roth gefärbt sind, zeigen dann einen grossen Contrast. Die Proteïnkörner lassen sich dauernd mit Safranin färben, doch müssen zu diesem Zwecke die Schnitte mindestens 20 Stunden in der Farbflüssigkeit gelassen werden.

Meistentheils wirkte die Centrifugalkraft, wie oben erwähnt, parallel oder senkrecht zur Zellachse. Hier und da waren jedoch einzelne Zellen so gelagert, dass sie schiefwinkelig zur Centrifugalrichtung standen. In allen Zellen der Samen von *Ricinus*, *Cucurbita* und *Helianthus* war der Inhalt vollständig in der beschriebenen Weise dislocirt, selbst in den winzigen Zellen des Embryo.

Wenn wir mit sehr starker Vergrösserung das Aussehen des Oels nach seiner Anhäufung im centripetalen Zellende betrachten, so bemerken wir, dass es sowohl vor als nach der Anwendung von Chrom-Osmium-Essigsäure eine homogene, fein-granulirte Masse ist (Fig. 1, 2, 3, Taf. I). Nur bei *Ricinus* ist ein beträchtlicher Unterschied in der Grösse dieser Granula zu constatiren, die regelmässig in dem Oel vertheilt liegen. Sowohl in centrifugirten als in nicht centrifugirten Samen dieser Pflanzen kann man eine ringartige oder wabenartige Anordnung des Protoplasmas bemerken, welches besonders in entleerten Zellen das Innere gleich ebenso vielen zarten und dünnwandigen Parenchymzellen zu erfüllen scheint.

Bei *Ricinus* sind diese Maschen sehr zahlreich und klein, sie messen nur 0,001 mm. Werden jedoch die Samen nach fünftägigem Wachsthum centrifugirt, so ist ihre Grösse bis auf 0,008 mm im Durchschnitt angewachsen und ihre Zahl vermindert.

Bei *Cucurbita* und *Helianthus* sind diese Maschen gleichförmiger als bei *Ricinus* und haben eine durchschnittliche Weite von 0,001 mm resp. 0,002 mm. Meistens waren diese Abtheilungen polygonal, obwohl in anderen Fällen, besonders wo die Samen nach vorherigem Wachsthum centrifugirt wurden, sie kreisrund mit intercellularartigen Zwischenräumen erschienen. An der dem centrifugalen Zellende zugewandten Seite der Oelmasse oder dort, wo aus irgend einem Grunde die Quantität des Oels geringer war, erschien es oft in jene Maschen eingeschlossen, woraus man ableiten könnte, dass die ganze Oelmasse in Tropfen angeordnet ist. Aber wie vorher an centrifugirten und uncentrifugirten Zellen, welche überall eine normale Menge Oel besitzen, constatirt wurde, erscheint dieses vollkommen ungesondert.

Um nun festzustellen, innerhalb welcher Zeit das Oel in den centrifugirten Samen in seine normale Lage ohne den Einfluss des Wachsthums zurückkehrt, mussten die Samen längere Zeit hindurch so aufbewahrt werden, dass sie zwar feucht genug waren, aber nicht auskeimen konnten. Zu dem Zweck wurden sie auf einem Gestell unter eine Glocke gebracht, in welcher der Feuchtigkeitsgrad soweit erniedrigt wird, dass keine Keimung eintrat. Die Lage der Samen entsprach derjenigen, die sie während des Centrifugirens inne hatten. Eine Hälfte wurde einer Durchschnittstemperatur von 16° C. ausgesetzt, während die andere an eine Stelle im Wärmezimmer gesetzt wurde, wo eine unveränderliche Temperatur von 26° C. herrscht. Während dieser Zeit wurde dann und wann ein Same entfernt und an sorgfältigen Schnitten auf den Rückwanderungsprocess des Zellinhaltes hin untersucht. Gefärbte Präparate dieser Samen wurden ebenfalls angefertigt nach der oben angegebenen Methode, um sie mit jenen zu vergleichen, welche unmittelbar nach dem Centrifugiren hergestellt waren.

Nach Verlauf von 3 Monaten war der Inhalt in den Zellen des Embryos und in der unmittelbaren Nachbarschaft der Gefässbündel zurückgekehrt, in allen anderen Zellen war jedoch die Wiederherstellung des Inhalts, wenngleich theilweise, eingetreten, doch niemals vollständig. Die Umlagerung des Inhalts schien dann leichter einzutreten, wenn die Zellen nach der Seite zu centri-

fugirt waren, wahrscheinlich deswegen, weil in diesem Falle bei der grösseren Berührungsfläche die beiden Schichten sich leichter wieder mischen konnten.

Dieser Versuch wurde noch in der Weise variirt, dass gleich nach dem Centrifugiren der Embryo entfernt wurde, um zu untersuchen, ob seine Anwesenheit etwa einen Einfluss auf die Restitution des Zellinhaltes haben würde. Trotz aller Vorsichtsmaassregeln jedoch, die Fäulniss in dieser etwas feuchten Atmosphäre zu verhindern und die lästigen Pilze fernzuhalten, konnten solche Samen nur 30 Tage lang am Leben erhalten werden. Während dieser Zeit war nur in einigen Zellen in der Nähe der Gefässbündel normale Vertheilung des Inhaltes wieder eingetreten, während in allen anderen Zellen, wie ein Vergleich mit den sofort nach dem Centrifugiren angefertigten Dauerpräparaten lehrte, eine Veränderung kaum wahrnehmbar war. Schliesslich wurde noch ein drittes Experiment in der Weise angestellt, dass die Samen 41 Stunden unter günstigen Keimungsbedingungen gehalten und dann des Embryos beraubt wurden. Es liess sich dann an Schnitten feststellen, dass eine kurze Zeit hindurch der Inhalt fortfuhr, rascher in die normale Lage zurückzukehren, als wenn der Embryo sogleich entfernt war. Dieses war augenscheinlich auf den Anstoss zurückzuführen, den der Stoffwechsel auf die Zellen ausgeübt hatte, denn sehr bald wurde die Wiederumlagerung langsamer und langsamer und hörte schliesslich ganz auf.

Um die Zeit zu ermitteln, innerhalb welcher sämmtliche Zellen unter günstigen Keimungsbedingungen in ihren normalen Zustand zurückkehren, wurden die Samen sofort nach dem Centrifugiren in Sägemehl bei einer Temperatur von 26° C. gepflanzt. Bei *Cucurbita* war der Inhalt in den Zellen des Embryos vollständig in 18 Stunden zurückgekehrt. Wie vorher erwähnt, schien der Inhalt nach seiner Neuanordnung im Embryo immer sich zunächst in der Nähe der Gefässbündel zurückzulagern. Von diesen Punkten aus erfolgte die Umlagerung in radialer Richtung durch den Samen hindurch, indem sie gleichzeitig nach der Spitze der Kotyledonen zu den Gefässbündeln entlang fortschritt. Es wurden genügend Samen ausgesät, um jeden Tag ein Pflänzchen zum Zweck der mikroskopischen Untersuchung entfernen zu können. Die Rückkehr des Inhalts, welche zunächst langsam erfolgte, beschleunigte sich mehr und mehr in dem Maasse, als die Pflanze wuchs und ihre Anforderungen an die in den Kotyledonen angehäuften Nährstoffe

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

direct in Wasser übertragen wurden. Einige Stücke dieser Samen wurden auch in 1 % Chromsäure sowie in Chrom-Osmium-Essigsäure fixirt.

Zuerst wurden die Samen in Glascylindern so orientirt, dass die Centrifugalkraft im rechten Winkel zu den Kotyledonen wirkte. In manchen Fällen waren die Zellen so vollständig mit Stärke und Proteïnkörnern gefüllt, dass vollkommene Umlagerung des Inhalts nur in einigen Reihen an der Peripherie eintrat, in anderen Fällen in 12 oder 15 Reihen nach innen, während hier und da eine gleiche Veränderung des Inhalts in kleinen Zellgruppen zu bemerken war, welche noch näher nach dem Innern zu lagen. Andere Samen von *Pisum sativum* waren augenscheinlich nicht so inhaltsreich, denn bei ihnen trat vollkommene Umlagerung ein und zwar in folgender Weise:

In diesen Samen sowohl wie in denjenigen von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia sativa* sind die Stärke und die Proteïnkörner vor dem Centrifugiren gleichmässig in den Zellen vertheilt. Nach dem Centrifugiren waren jedoch die Stärkekörner, vorausgesetzt, dass der Inhalt nicht zu dicht war, durch die Proteïnsubstanzen hindurch nach dem centrifugalen Ende der Zelle geschleudert (Fig. 4, Taf. I). Wegen ihrer Form war eine vollkommen dichte Zusammenhäufung nicht möglich, denn hier und da blieben Zwischenräume zwischen den Körnern, welche die ganze Masse als ein ziemlich lockeres Gefüge erscheinen liessen (Fig. 4, Taf. I).

Auch die Proteïnkörner wurden, sofern es die Dichte des Inhalts gestattete, nach dem centrifugalen Ende der Zellen geschleudert. Man konnte sie dann dicht aufgehäuft in den oben erwähnten Interstitien zwischen den Stärkekörnern sehen. Gerade über den Stärkekörnern waren sie ebenfalls in eine sehr compacte Masse zusammengedrängt, die jedoch nach dem centripetalen Zellende lockerer wurde.

Dass der Grund der Verlagerung des Zellinhaltes davon abhängt, wie dicht die Zellen gefüllt sind, lässt sich durch folgendes Experiment zeigen. Dieselben Samen, in deren Zellen sich durch die Centrifugalkraft keine Veränderung hervorrufen liess, wurden in feuchtem Sägemehl zur Keimung gebracht. Wurden sie dann wieder centrifugirt, so liess sich eine geringe Umlagerung in solchen Zellen constatiren, welche vor dem Keimen dies nicht gezeigt hatten. Und wiederum je länger diese Samen wachsen konnten und je weiter die Entfernung der Inhaltstoffe vorschritt, desto vollständiger

und allgemeiner durch alle Zellen verbreitet war die Umlagerung. Um dieses zu illustriren, liess ich dieselben Samen von *Pisum sativum*, in deren Zellen anfangs keine vollkommene Veränderung erzielt werden konnte, 5 Tage bei 26° C. wachsen, und centrifugirte sie dann. Jetzt war so viel von dem Inhalt zum Wachsthum verbraucht worden, dass die Stärke- und Proteïnkörner in allen Zellen nach dem centrifugalen Zellende getrieben waren.

Auch bei *Phaseolus multiflorus* konnte vor der Keimung die Lage der schwereren Bestandtheile nur in den ersten 8 oder 10 Zellreihen von der Peripherie aus verändert werden. Hier wie bei *Pisum sativum* waren die Stärkekörner fest in das centrifugale Ende der Zellen getrieben und mit ihnen viele Proteïnkörner (Fig. 5, Taf. I). Dass auch alle Proteïnkörner wegen ihres grösseren specifischen Gewichtes nach derselben Richtung gehen wie die Stärke, zeigt der folgende Versuch, bei dem ich wieder die Kotyledonen nach 10tägigem Wachsthum der Pflanze centrifugirte. Jetzt wurden mit Ausnahme sehr weniger Zellen alle Stärke- und Proteïnkörner zu einer compacten Masse im centrifugalen Zellende zusammengedrängt.

In gleicher Weise wurden die Samen von *Vicia sativa* behandelt, doch war es hier nicht möglich, den Inhalt in irgend einer Weise zu dislociren. Von allen bisher untersuchten Samen ist dies der einzige, in welchem der Inhalt nicht in irgend erheblichem Maasse durch die angewandte Centrifugalkraft verändert werden konnte. Die Zellen waren so dicht gefüllt, dass erst nach einem fünftägigen Wachsthum unter den günstigsten Bedingungen eine Verlagerung durch das Centrifugiren hervorgebracht werden konnte, die im übrigen genau den Verhältnissen bei *Pisum* und *Phaseolus* entsprach.

Bei einer anderen Species, nämlich *Vicia Faba*, gelang die Trennung des Inhalts auch ohne vorheriges Wachsthum. Die Stärke- und Proteïnkörner waren in beinahe jeder Zelle nach dem centrifugalen Ende geschleudert.

Bei allen diesen Samen konnte durch das Centrifugiren eine geringe Quantität Oel sichtbar gemacht werden, wenn sie einige Zeit hindurch gewachsen waren. Vor der Keimung war Oel nicht vorhanden, es musste vielmehr aus der Stärke hervorgegangen sein, welche sich zunächst in Zucker und dann schliesslich in Oel verwandelt hatte, wie das Sachs schon vor langer Zeit angedeutet hat[1]).

---

1) J. Sachs, Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern. Jahrb. f. wiss. Botan., 1863, Bd. III, p. 193.

Nach Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange haben wir dann starke Farbencontraste in derselben Zelle; in dem centripetalen Ende liegt das geschwärzte Oel, im centrifugalen Ende befinden sich die blauen Proteïnmassen und die leuchtend rothen Stärkekörner. In einigen Fällen, wo die Zellen geschrumpft waren, war deutlich sowohl die Continuität des Protoplasmas als auch die genaue Lage der Kerne zu sehen, ein Punkt, auf welchen ich später Gelegenheit haben werde, einzugehen.

Um hier wiederum, wie oben, die Zeit, innerhalb welcher Wiederumlagerung ohne Wachsthum eintritt, zu ermitteln, wurden von 24 parallel zu den Kotyledonen centrifugirten Erbsensamen 12 auf ein Gestell in eine feuchte Kammer bei 26° C. gelegt, während die anderen 12 in derselben Weise, aber bei einer Temperatur von 16° C. gehalten wurden. Gleicher Weise wurden 24 Samen von *Phaseolus multiflorus* und 24 Samen von *Vicia Faba* centrifugirt und denselben Bedingungen ausgesetzt. In jedem Falle wurden von Zeit zu Zeit hergestellte Schnitte mit den Dauerpräparaten verglichen, um zu entscheiden, in welcher Weise und in welcher Ausdehnung die Wiederumlagerung vor sich ging. Es stellte sich jedoch als unmöglich heraus, diese Samen in solch feuchter Atmosphäre am Keimen zu hindern; besonders traf dieses für *Pisum sativum* zu. Trotzdem mithin das Wachsthum erheblich war, so gebrauchte der Inhalt der Zellen doch bei 26° C. 20 und bei 16° C. 35 Tage zu seiner völligen Rückkehr.

Bei *Phaseolus multiflorus* war das Wachsthum schwächer und demgemäss die Rückkehr des Inhalts weniger rasch. Bei einer Temperatur von 26° C. blieben die Samen nur 26 Tage am Leben. Während dieser Zeit war der Inhalt nur in einem Theile der peripheren Zellen, die ja allein durch das Centrifugiren verändert waren, wieder umgelagert.

Da bei 16° C. die Samen von *Vicia Faba* der Fäulniss länger (60 Tage) widerstanden, ihr Wachsthum aber ebenfalls entsprechend langsamer war, kehrte der Inhalt demgemäss viel weniger vollständig zurück. Bei *Vicia sativa*, dem dritten Samen dieses Typus, konnte dasselbe beobachtet werden, nämlich dass eine gleich lange Zeit bei nur geringem Wachsthum bei 16, ja sogar 26° C. nicht genügte, um den Inhalt in allen Zellen in seine normale Lage zurückzubringen. Ich liess dann eine Anzahl dieser Samen auskeimen, so dass gerade die Wirkung des Wachsthums bemerklich wurde, entfernte darauf den Embryo und centrifugirte die Samen. Eine

Zeit lang schien in solchen Samen der Inhalt rascher in die normale Lage zurückzukehren als in jenen, welche nicht gekeimt hatten, doch wurde wie bei den anderen Objecten ohne Embryo die Umlagerung bald langsamer.

Schliesslich kultivirte ich noch andere Samen dieser Pflanze in Sägemehl bei 16 und 20° C., nachdem der Inhalt soviel als möglich dislocirt war, um auch hier wiederum den Modus und die Dauer der Wiederumlagerung in allen Zellen zu verfolgen. *Pisum sativum* und *Vicia Faba* waren bekanntlich die einzigen Samen mit Stärke- und Proteïnkörnern, deren Inhalt sich in allen Zellen durch Centrifugalkraft umlagern liess. Unter denselben Bedingungen, wie sie für die Samen mit Oel und Proteïn angegeben waren, kehrte der Inhalt zuerst in den Zellen des Embryos und nächstdem in denen neben den Gefässbündeln zurück. Von diesen Punkten aus verbreiterte sich die Umlagerung des Inhalts allmählich über alle Zellen, bis überall schliesslich die normale Anordnung der Zellbestandtheile wieder eingetreten war.

In dem Maasse als die Pflanze an Grösse zunahm und die Ansprüche an die Nährsubstanzen in den Kotyledonen stiegen, wurde die Wiederumlagerung beschleunigt. Bei *Pisum* waren unter den günstigsten Bedingungen bei einer Temperatur von 26° C. 5 Tage erforderlich für die totale Rückkehr des Inhalts. Bei 16° C. jedoch waren 9 Tage, also beinahe die doppelte Zeit nöthig.

Bei *Phaseolus multiflorus* vollzog sich die Umlagerung des Inhalts bei 26° C. in 9 Tagen und bei 16° C. in 20 Tagen. Bei *Vicia Faba* waren die entsprechenden Zeiten bei 26° C. 7 Tage und bei 16° C. 20 Tage. Man wird bei einem Vergleich dieser Samen mit den öl- und proteïnhaltigen erkennen, dass die ersteren in der Regel unter gleichen Bedingungen viel längere Zeit zur Wiederumlagerung des Inhalts gebrauchen.

Wie oben wurde auch bei diesen Samen nach Entfernung eines Kotyledo bald die Rückkehr in den Zellen des übrig bleibenden Kotyledo beschleunigt und erfolgte in beinahe der Hälfte der Zeit, als wenn zwei vorhanden waren. So z. B. wurde bei *Pisum sativum* nach dieser Behandlung die Zeit der Wiederumlagerung bei 26° C. von 5 auf 3 Tage und bei 16° C. von 9 auf 6 Tage reducirt. Eine gleiche bedeutende Abnahme der Zeit war bei *Phaseolus multiflorus* und bei *Vicia Faba* bemerklich. Eine weitere Erklärung ist unnöthig, da ein Blick auf die Tabellen, in

welchen die diesen Punkt betreffenden Werthe zusammengestellt sind, genügen wird, um meine Behauptungen zu illustriren.

12 Samen von		*Pisum sativum*	*Phaseolus multiflorus*	*Vicia Faba*	
Parallel zu den Kotyledonen centrifugirt und in Sägemehl gepflanzt keimten bei	26° C. in	24	24	36	Stunden
	16° C. in	48	48	60	„
Controllsamen in Sägemehl gepflanzt keimten bei	26° C. in	24	24	36	„
	16° C. in	48	48	60	„
Der Inhalt kehrte, nach dem Centrifugiren, in Sägemehl zurück bei	26° C. in	5	9	7	Tagen
	16° C. in	9	20	20	„
Der Inhalt kehrte, nach dem Centrifugiren, in der feuchten Kammer zurück bei	26° C. in	20	todt; lebten 26 Tage	todt	„
	16° C. in	35	todt; lebten 60 Tage	todt	„
Der Inhalt kehrte, nach dem Centrifugiren, nachdem ein Kotyledo entfernt war, zurück bei	26° C. in	3	6	4	„
	16° C. in	6	11	9	„

In der Keimdauer von *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus* war ein Unterschied bemerklich. Jene, welche parallel zu den Kotyledonen centrifugirt waren, keimten in allen Fällen in derselben Zeit wie die Controllpflanzen. Diejenigen hingegen, in denen die Centrifugalkraft im rechten Winkel zu den Kotyledonen gewirkt hatte, zeigten einen Unterschied. So gebrauchten z. B. bei *Pisum sativum* die Samen bei 26° C. 72 Stunden zur Keimung,



Bei *Phaseolus multiflorus* war die schon oben erwähnte Schaumstructur des Protoplasmas ausserordentlich deutlich, besonders wenn die Samen eine Zeit lang gewachsen waren (Fig. 8, Taf. I). Es sah aus, als ob die Zelle in ihrem centripetalen Ende von einer Masse grosser polygonaler, sehr dünnwandiger und durchsichtiger Waben ausgefüllt wäre, zwischen denen hier und da in den Winkeln kleine Intercellularen vorhanden waren. In diesen lag bisweilen ein Proteïnkörnchen, welches an solchen Punkten fester als sonst gehalten, von der Centrifugalkraft nicht fortgeschleudert war. Hierzu bildete die dichte Anhäufung dunkeln Inhalts beim centrifugalen Ende einen auffälligen Contrast. Diese Anordnung des Plasmas ist jedenfalls in den normalen Samen schon durch die Vertheilung der Stärkekörner gegeben; neugebildet konnte sie kaum werden, da sie sofort nach dem Centrifugiren deutlich erkennbar war. Es ist mithin im höchsten Grade überraschend, zu sehen, dass eine solche Quantität Zellinhalt und besonders das Proteïn und die grossen Stärkekörner durch jene zarten Lamellenwände geschleudert werden konnten, ohne dass die ganze Structur total und dauernd zerstört wurde. Dies entspricht durchaus den Erfahrungen Mottier's an *Cladophora*, deren zartes Lamellengerüst ebenfalls durch die hohe Centrifugalkraft nicht beschädigt wurde[1]).

Theil III.

Siebröhren.

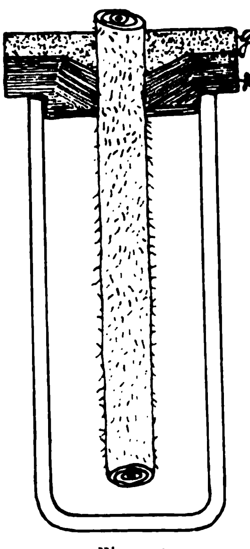
Es ist eine bekannte Thatsache, dass ein sehr leichter Druck genügt, um den Inhalt einer Siebröhre zu veranlassen, in einer bestimmten Richtung zu fliessen. Von diesem Gesichtspunkte aus erschien es wünschenswerth, festzustellen, ob der Inhalt einer Siebröhre oder mehrerer derselben in einer Reihe sich vollständig durch die Centrifugalkraft entfernen liesse. Zu diesem Zwecke wurden die günstigsten Objecte, wie *Momordica Elaterium* und *Cucurbita Pepo* zuerst gewählt, denn es ist a priori klar, dass, wenn es bei diesen Pflanzen unmöglich ist, es nutzlos sein würde, das Experiment bei anderen zu versuchen.

Ein Stück eines lebhaft wachsenden Stengels wurde so durch das Loch eines starken Korkes (k) gesteckt, dass es ein paar mm

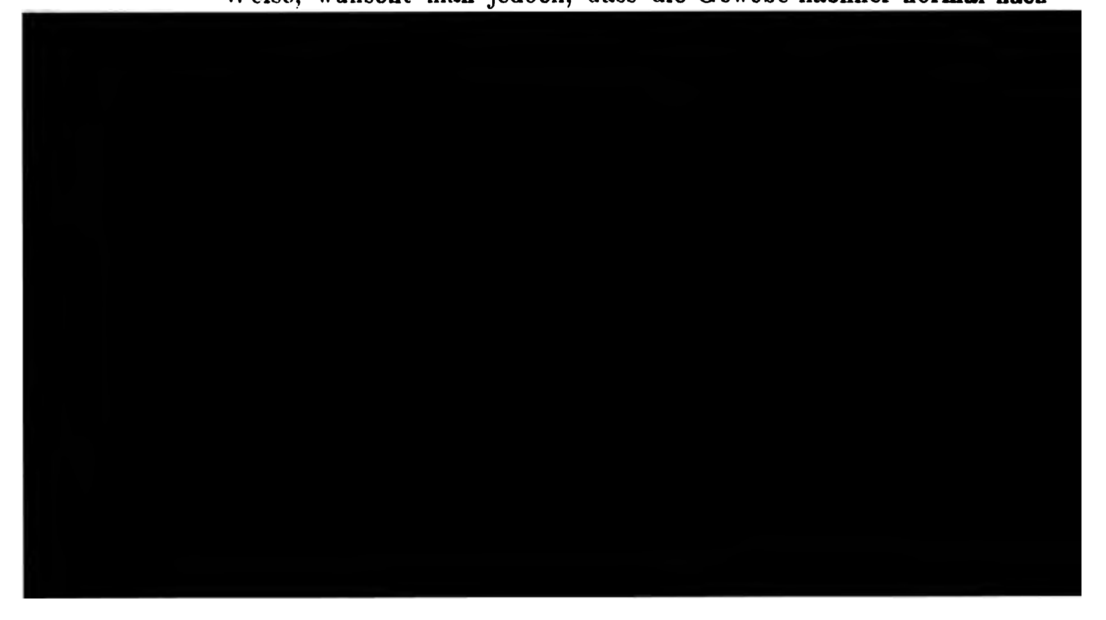
1) l. c., p. 329.

über die Korkscheibe vorragte. Der Kork war so gestaltet, dass die untere Hälfte genau in den inneren Durchmesser des Glascylinders hineinpasste und diesen abschloss. Das herausragende obere Ende des Stengelstückes wurde durch eine Lage Gips[1]) (g) fest mit dem Korke verbunden (Fig. 1).

Auf ähnliche Weise wurden Stengelstücke von *Curcurbita Pepo* an dem Korke befestigt. Dieser wurde jetzt auf den mit Wasser gefüllten Glascylinder fest aufgesetzt. Nach dreistündiger Einwirkung einer Centrifugalkraft von ca. 4400 g waren die Stengel durchscheinend geworden, weil sie während des Centrifugirens mit Wasser injicirt waren. Schon an dünnen Freihandschnitten konnte festgestellt werden, dass der Inhalt der Siebröhren verschwunden war. Um dies jedoch mit hinreichender Sicherheit zu constatiren, wurden Theile sofort in siedendes Wasser 3 bis 5 Minuten lang nach der Methode von A. Fischer[2]) gelegt, dann mit Alkohol entwässert, in Paraffin eingebettet, auf dem Mikrotom geschnitten, nach der Dreifarben-Methode gefärbt und in Balsam eingeschlossen. Es kam zunächst nicht darauf an, den Zellinhalt zu färben, sondern möglichst rasch und vollständig das von dem Inhalt, was etwa in den Siebröhren vorhanden sein konnte, zu fixiren. Für diesen Zweck eignet sich die Methode A. Fischer's in hervorragender Weise, wünscht man jedoch, dass die Gewebe nachher normal nach

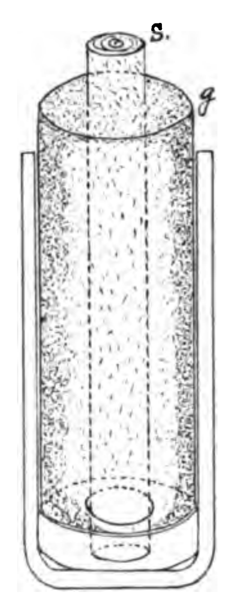


Figur 1.



gewirkt hatte, ist die Infiltration der Stengel mit Wasser ohne weiteres verständlich.

Um die Infiltration mit Wasser zu vermeiden, wurden in einem weiteren Experiment die Stengel vollständig eingegipst. Sie ragten oben und unten etwas aus der dem inneren Durchmesser des Gefässes entsprechenden Form heraus. Diese ruhte auf einer am Boden des Cylinders befindlichen, durchlochten und paraffinirten Holzscheibe, sodass das untere Ende des Stengels frei in das mit Wasser gefüllte Loch hineinragen konnte. Diese in Fig. 2 dargestellte Anordnung war nöthig, da es sich als ganz unmöglich herausstellte, die Stengel der fraglichen Pflanzen in Luft oder in wenig Wasser auf irgend eine andere Art zu befestigen. Zuerst wurde der Stengel in der Richtung nach dem Wurzelende centrifugirt, da dieses die hauptsächliche Richtung der Stoffleitung ist. Doch war in Stengeln, welche in der entgegengesetzten Richtung centrifugirt waren, der Inhalt der Siebröhren ebenso vollständig herausgeschleudert. Nach dem Centrifugiren konnte die Gipsform leicht aus dem Glascylinder herausgenommen und zerbrochen werden, wobei die Trennung immer an dem Stengel entlang erfolgte und ihn selber unverletzt liess.



Figur 2.

Wie wiederum Freihand- und Mikrotomschnitte ergaben, war der Inhalt der Siebröhren vollständig herausgeschleudert, in vielen Fällen durch das ganze Stück hindurch. In allen übrigen Zellen war bei diesen beiden Experimenten der Inhalt ebenfalls vollständig verlagert. Schon in einer Stunde hatte die starke Plasmaströmung, die in diesen Zellen vorhanden ist, den Inhalt wieder in die normale Lage zurückgeführt. Diese Plasmaströmung war besonders auffällig und lebhaft in den Knotenzellen.

Bei den jungen Stengeln von *Cucurbita Pepo* wurde dieselbe Anordnung wie in Fig. 2 getroffen. Da diese jungen Stengel hohl sind, wurden die zarten Wände, welche die centrale Höhlung begrenzten, durch die Centrifugalkraft zerrissen und der Inhalt der Zellen herausgeschleudert, sodass in Folge der dadurch herbeigeführten Schrumpfung der Stengel zusammensank, sich von dem

Gips loslöste und durch den Kanal hindurchgepresst wurde. Um das zu verhindern, wurde ein Glasstab, der gerade dick genug war, um die centrale Höhlung bequem auszufüllen, sorgfältig in dieselbe hineingesteckt, bis sein unteres Ende auf der Korkscheibe auf dem Boden des Cylinders ruhte (Fig. 3). Nach dieser Behandlung konnte man sowohl an Freihand- als auch an Mikrotomschnitten ebenso wie an den Objecten der beiden vorhergehenden Experimente constatiren, dass der Inhalt stets vollständig aus den Siebröhren herausgeschleudert war.



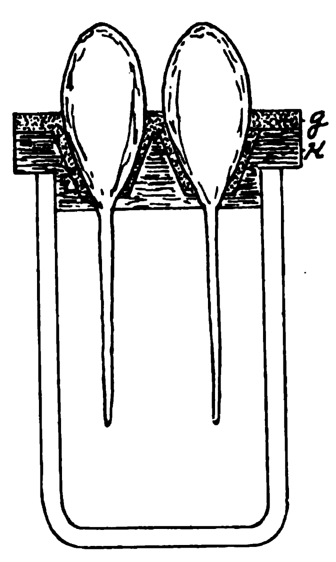
Figur 3.

In derselben Weise wurden auch Sprossspitzen von *Momordica* centrifugirt. Es wurden solche Spitzen ausgewählt, welche wenige kleine Blättchen besassen. Diese wurden in den Glascylindern in umgekehrter Lage befestigt, sodass die Centrifugalkraft nach der Spitze zu wirkte. Es wurde besonders darauf geachtet, dass die Blätter Gelegenheit hatten, sich flach auf den Boden des Cylinders zu legen. Ohne diese Vorsicht brachen sie immer ab und machten das Misslingen des Experimentes unvermeidlich. Bei Anwendung der stärksten Centrifugalkraft wurde gefunden, dass der Inhalt vieler Siebröhren verlagert war, und sehr oft in den Siebröhren nach der Spitze zu sich aufgehäuft hatte. Sowohl bei diesem Experiment als auch bei allen den anderen, die angestellt wurden, war in keinem einzigen Falle zu beobachten, dass die Hautschicht eine Verlagerung zeigte.

Da wir nun gesehen haben, dass die Verlagerung des Inhalts in den Siebröhren möglich ist, wurde die folgende Reihe von Experimenten angestellt:

Samen von *Cucurbita Pepo* wurden in Sägemehl bei 26° C. keimen gelassen, bis sie eine Länge von 3 cm erreicht hatten. Pflänzchen von dieser Länge haben schon vollständig entwickelte Siebröhren und sind widerstandsfähig genug, um die Wucht der Centrifugalkraft ohne grössere Schädigung zu ertragen. Die Sämlinge wurden so in die durch nasses Filtrirpapier feucht gehaltenen Glascylinder hineingesetzt, dass die Wurzeln durch die Löcher des Korkdeckels gesteckt und die Kotyledonen durch daraufgegossenen

Gips fest mit der Korkscheibe verbunden wurden, wie das Fig. 4 zeigt. Auf diese Weise wurden je 4 Keimlinge[1]) in 8 Cylindern befestigt, und es war mithin möglich, 32 zu gleicher Zeit zu centrifugiren. Von diesen 32 Keimlingen waren 16 der Wurzelspitze etwa 5 mm von dem Ende beraubt, um die Siebröhren zu durchschneiden. Centrifugirt wurde 2 Stunden hindurch bei einer Centrifugalkraft von 4400 g. Nachher wurde ein Exemplar mit und ein Exemplar ohne Wurzelspitze wie früher 3 Minuten in siedendem Wasser fixirt. Die übrigen 30 wurden bei 26° C. in Sägemehl gepflanzt. Alle zwei Tage wurde je einer von jeder Sorte entfernt und mit der Hand und dem Mikrotom geschnitten. Der Zweck dieses Experimentes war, zu ermitteln, in welcher Zeit der Inhalt der Siebröhren bei einer Temperatur von 26° C. wiederhergestellt sein würde. Schon die Freihandschnitte, welche unmittelbar nach dem Centrifugiren angefertigt wurden, zeigten, dass der Inhalt der Siebröhren aus dem oberen Theile der Wurzel entfernt war. Doch musste wegen der geringen Grösse der Wurzelspitze von *Cucurbita Pepo* und wegen ihrer ausserordentlichen Weichheit nach der Fixirung in heissem Wasser die Untersuchung dieses Theils ausschliesslich an Mikrotomschnitten gemacht werden.



Figur 4.

Erst nachdem die Pflanzen sechs Tage hindurch gewachsen waren, kehrte unter günstigen Bedingungen der Inhalt in die Siebröhren zurück. Vor und bis zu dieser Zeit war das Wachsthum zweifellos wegen der durch das Centrifugiren hervorgerufenen Benachtheiligung ziemlich verlangsamt, wurde jedoch kurz nachher wieder rascher.

Da der Inhalt der Siebröhren im oberen Theile der Wurzel entfernt war, wurde versucht, festzustellen, ob der Inhalt dieser Zellen nicht in den näher nach der Spitze gelegenen Siebröhren aufgehäuft sei. Es wurden demgemäss Schnitte in dieser Region

1) Fig. 4 stellt einen Längsschnitt durch den Cylinder dar und zeigt demgemäss nur zwei Keimlinge.

gemacht und es wurde gefunden, dass Reihen von Siebröhren auf eine Strecke von in manchen Fällen 12 oder mehr Zellen vollständig dicht mit dem Inhalt der weiter nach oben befindlichen jetzt entleerten Zellen gefüllt waren. Immer liess sich bei obigen Versuchen beobachten, dass diese Anhäufung des Inhaltes in den Siebröhren wieder vollständig verschwand. Die Zeit, welche zur Entfernung dieser Substanzen nöthig war, betrug im Durchschnitt drei Tage. Es ist höchst wahrscheinlich, dass diese Anhäufung des Zellinhalts und die Functionsstörung der Siebröhren die erhebliche Anschwellung verursacht, welche immer an dieser Stelle auftritt. Obwohl der in den Siebröhren aufgesammelte Inhalt in kurzer Zeit wieder entfernt war, so war doch ein Wachsthum von beinahe 30 Tagen nöthig, bevor jene oben erwähnte Anschwellung gänzlich verschwand. In den Geleitzellen war wie in allen anderen Zellen der Wurzel der Inhalt in das centrifugale Zellende geschleudert, kehrte jedoch in drei Stunden vollständig in die normale Lage zurück.

Bei jenen zuerst erwähnten (p. 19), ihrer Spitzen beraubten Wurzeln war, da ja der Inhalt gänzlich aus den Siebröhren herausgeschleudert war, eine längere Zeit zu seiner Neubildung nöthig, denn er wurde erst nach 10 Tagen wieder sichtbar.

Da eine so lange Zeit für die Rückkehr des Inhalts in den Siebröhren erforderlich war, selbst ohne Entfernung der Wurzelspitze und bei ungestörter Assimilationsthätigkeit, so bot sich jetzt die Frage dar, wie lange derselben Behandlung unterworfene *Cucurbita*-Pflanzen zur Restitution ihres Inhalts gebrauchen würden, wenn sie nach dem Centrifugiren in vollkommener Dunkelheit kultivirt wurden. Zu diesem Zweck wurden die Pflanzen nach dem Centrifugiren mit einem Dunkelcylinder bedeckt, und es wurde an jedem dritten Tage ein Exemplar untersucht. Unter diesen Bedingungen kehrte der Inhalt in solchen Siebröhren, in welchen er entfernt war, erst nach 12 Tagen zurück. Es ist somit wiederum wie bei den früheren Experimenten auch hier zu constatiren, dass, wenn die Pflanze oder der Samen sich unter dem Einflusse energischer Stoffwechselvorgänge befindet, die Restitution des Inhalts immer sehr beschleunigt ist.

Theil IV.

Wachsthum.

Eine weitere Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, welchen Einfluss eine intensive und lange wirkende Centrifugalkraft auf das Wachsthum kräftiger Keimlinge haben würde.

Als erstes Object für diese Experimente wurden Samen von *Cucurbita* gewählt. Nachdem sie in feuchtem Sägemehl bei 26° C. gekeimt und die Keimlinge eine Länge von 3,5 cm erreicht hatten, wurden 32 von ihnen von der Wurzelspitze ab auf eine Entfernung von 1 cm mit Tuschemarken im Abstand von 0,5 mm versehen. Zwei weitere Marken wurden ausserdem angebracht und bezeichneten das zweite und dritte cm von der Wurzelspitze aus. Diese 32 Keimlinge wurden dann zu je vier in den 8 Cylindern befestigt (Fig. 4, p. 19). Um weiter zu constatiren, welche durchschnittliche Differenz das Wachsthum in verschiedenen Medien zeigen würde, wurden 16 Keimlinge in Wasser und die anderen 16 in durch benetztes Filtrirpapier feucht gehaltener Atmosphäre centrifugirt. 16 andere Pflanzen, welche in derselben Weise gewachsen waren, wurden ähnlich markirt, bei 26° C. in Sägemehl kultivirt und dienten als Controllpflanzen. Ueberdies wurde, um die Bedingungen so gleich wie möglich zu machen, das Zimmer, in welchem sich die Centrifuge befand, auf 26° C. einige Zeit vor Beginn des Versuches erwärmt. Die Blumentöpfe mit den Controllpflanzen wurden ebenfalls in dasselbe Zimmer gebracht. Die Keimlinge wurden dann 3 Stunden hindurch centrifugirt bei ca. 4400 g, dann der Längenzuwachs der Wurzel gemessen und mit dem der Controllpflanze verglichen. In allen Fällen wurde ein Durchschnitt von 12 Pflanzen genommen. Das Resultat zeigt die Tabelle auf p. 24.

Die centrifugirten Pflanzen wurden dann aus dem Gips entfernt und in Sägemehl bei einer Temperatur von 26° C. kultivirt, um zu untersuchen, wie das weitere Wachsthum unter den wiederhergestellten normalen Bedingungen verlief. Die centrifugirten Pflanzen begannen bald wieder zu wachsen, blieben jedoch kürzer und waren weniger kräftig als die nicht centrifugirten. So z. B. hatten die Wurzeln der im Wasser centrifugirten Pflanzen eine durchschnittliche Länge von 5,5 cm in drei Tagen erreicht, während die

nicht centrifugirten unter denselben Bedingungen 12 cm lang geworden waren.

In 20 Tagen hatten sich die in Luft centrifugirten Pflanzen erholt, sie waren jetzt ebenso gross, wie die Controllpflanzen, und maassen beide im Durchschnitt 22 cm. Gleich wie die oben erwähnten in Wasser centrifugirten Pflanzen war die Grössendifferenz anfangs viel bedeutender, da das Wachsthum verlangsamt war. Doch wurde der Unterschied um so weniger deutlich, in dem Maasse, als die Pflanzen heranwuchsen. Die Wurzeln hatten eine gelbliche Farbe angenommen, welche jedoch allmählich verschwand. Der Inhalt war vollkommen verlagert, kehrte jedoch wie vorher innerhalb drei Stunden vollständig zurück. Es ist bemerkenswerth, dass, obwohl die in Luft centrifugirten Pflänzchen ansehnlicher benachtheiligt wurden als die in Wasser centrifugirten, doch ihre Reconvalescenzzeit kürzer und ihr Wachsthum schneller war.

Die in Wasser centrifugirten Kürbispflänzchen schienen sich nicht so wohl zu befinden, denn es dauerte 30 Tage, bis die Folgen dieser Behandlung, die sich in ihrer Grösse und Wachsthumsgeschwindigkeit äusserten, vollständig verschwanden. Wie vorher waren die Wurzeln, soweit sie in das Wasser eingetaucht waren, während des Centrifugirens so mit Wasser injicirt, dass sie durchscheinend waren. Mit der Zeit verschwand dieses Aussehen, doch blieb ziemlich lange die erwähnte gelbe Farbe zurück, die hier viel prononcirter war als an den in Luft centrifugirten Pflanzen. Weiter war ganz deutlich zu bemerken, dass derjenige Theil der Wurzel, der sich unter dem Einflusse des Wasserdruckes befunden hatte, auch eine bemerkenswerthe Einbusse im Dickenwachsthum erlitten hatte. Dies war besonders augenfällig da, wo der Wasserspiegel gewesen war; hier war eine plötzliche und sehr deutliche Abnahme der Dicke bemerklich. Das 2. und 3. cm von der Wurzelspitze aus war während des Centrifugirens nicht gewachsen. Das gesammte Wachsthum war vielmehr auf die Zuwachszone im 1. cm beschränkt, und eine Verlängerung durch die mechanische Zerrung war in keiner Weise eingetreten.

Das zweite Object für diese Experimente war *Pisum sativum.* Wie bei *Cucurbita Pepo* wurden 32 Keimlinge von 3,5 cm Länge auf dieselbe Weise und unter denselben Bedingungen drei Stunden hindurch centrifugirt. Der Erfolg war ähnlich wie oben und ist in der Tabelle auf p. 24 registrirt. Wie bei *Cucurbita* war das

gesammte Wachsthum auf das 1. cm von der Wurzelspitze beschränkt, hier wie dort war eine plötzliche und beträchtliche Abnahme des Durchmessers hervorgerufen, eine Erscheinung, die auch sonst bei Wechsel der Bedingungen vorkommt. Wiederum wurden die Pflänzchen, nachdem sie centrifugirt und gemessen waren, in Sägemehl bei 26° C.[1]) gepflanzt, um die weitere Wirkung auf das Wachsthum zu beobachten. Die Wurzeln der in feuchter Luft centrifugirten Keimlinge begannen sich bald normal weiterzuentwickeln; in 12 Tagen hatte sich jeder Unterschied in Grösse und Stärke zwischen ihnen und den Controllpflanzen verwischt. Wie bei *Cucurbita* war die Schädigung bei den in Wasser centrifugirten Keimlingen grösser und allgemeiner. Gegen die empfindlichere und dem grössten Druck ausgesetzte Wurzelspitze zu wurden überhaupt keine Seitenwurzeln entwickelt. Ihre Anlage war beinahe gänzlich auf diejenige Region der Wurzel beschränkt, welche sich ausserhalb des Wassers befunden hatte, und hier bildeten in den meisten Fällen die Seitenwurzeln einen dichten Knäuel. Bald wurden sie jedoch auch weiter nach unten zu angelegt. In 15 Tagen waren diese Pflanzen ebenso gross als die Controllpflanzen.

Als letztes Beispiel wurden 3 cm lange Keimlinge von *Helianthus annuus* demselben Experiment wie die vorhergehenden Pflanzen unterworfen. Den Einfluss auf das Wachsthum zeigt wiederum die Tabelle auf p. 24. Diese Pflanzen wurden ebenfalls nachher in Sägespähne bei 26° C. gepflanzt, um die Zeit der Reconvalescenz und die Wirkung auf das Wachsthum zu beobachten. Letzteres war hier wiederum stets auf das 1. cm beschränkt. Die in Luft centrifugirten Pflanzen erholten sich rascher und waren in sieben Tagen ebenso gross und kräftig als die Controllsamen, während die im Wasser centrifugirten aus bereits erwähnten Gründen längere Zeit, nämlich neun Tage dazu gebrauchten. Ein Vergleich zeigt, dass sich *Helianthus* stets rascher erholt, sowohl in Luft wie in Wasser, als *Cucurbita* und *Pisum*.

Die Wurzelspitzen aller drei Pflanzen zeigten eine mehr oder weniger deutliche Neigung, sich nach dem Centrifugiren zu krümmen. Ich werde die Beschreibung dieser Erscheinung auf *Helianthus* beschränken.

1) Diese Temperatur liegt nur 0,6° C. unter dem Optimum für *Pisum sativum* (Pfeffer, Pflanzenphys. 1901, II. Aufl., Bd. 2, p. 88).

Sobald die Maschine zum Stillstehen gebracht werden konnte, was etwa 10 Minuten dauerte, war zu bemerken, dass von den 20 in Wasser centrifugirten Keimwurzeln 19 eine Krümmung von beinahe 90° gemacht hatten. Die Richtung dieser Krümmung lief theils mit, theils gegen die Drehung der Trommel. Einige von den Cylindern, welche solche gekrümmten Wurzeln enthielten, wurden einige Stunden zu weiterer Beobachtung beiseite gesetzt. Nach 24 Stunden waren sie noch um beinahe 90° gekrümmt. Bei weiterem Wachsthum der Wurzeln nahm jedoch die Krümmung schnell ab, bis sie schliesslich verschwand. Diese Neigung der Wurzeln, sich auf die erwähnte Weise zu krümmen, kann theilweise wohl auf eine Wundwirkung zurückgeführt werden, besonders da die in Luft centrifugirten, weniger geschädigten Wurzeln eine entsprechend geringere Krümmung aufwiesen. Zum Theil kann sie jedoch durch das Wasser verursacht sein, da bekannt ist, dass Wurzeln in Wasser oft Krümmungen ausführen. In Sägespähnen verschwand diese Krümmung rascher, als wenn die Keimlinge in Wasser gelassen wurden. In allen Zellen dieser drei Pflanzen, deren Wachsthum ich durch die Centrifugalkraft zu beeinflussen versuchte, war der Inhalt, wie schon für *Cucurbita* erwähnt wurde, nach dem centrifugalen Ende geschleudert, kehrte jedoch in Folge der lebhaften Plasmaströmung schon in zwei oder drei Stunden vollständig zurück.

Wenn wir jetzt das Wachsthum dieser drei Keimlinge mit demjenigen der Controllpflanzen vergleichen, so zeigt ein Blick auf die Tabelle, dass es stets verzögert wurde, aber nicht aufhörte.

Durchschnittlicher Zuwachs von 12 Samen während 3 Stunden bei 26° C. in mm	*Cucurbita*	*Pisum*	*Helianthus*
unter normalen Bedingungen	3,5	2,8	2,9
in Luft centrifugirt	2,5	2,2	1,5
in Wasser centrifugirt	2,1	1,5	2,1

Theil V.

Milchsaft.

Um zu sehen, ob eine Trennung des Milchsaftes der Pflanzen und seiner schwereren Bestandtheile überhaupt möglich sei, wurden

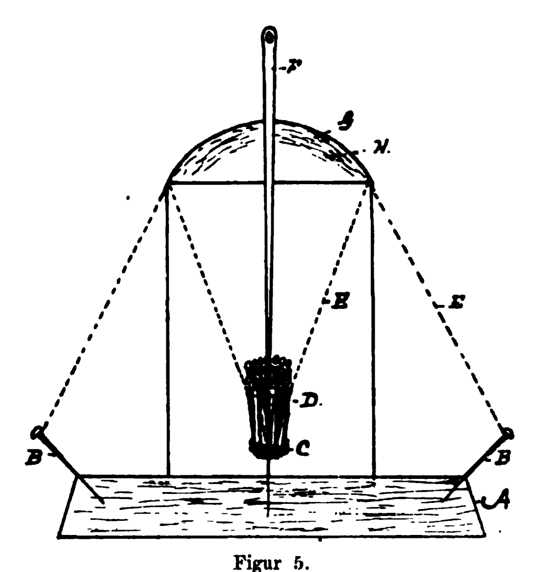
Glascapillaren mit Milchsaft gefüllt und centrifugirt. Die Röhren hatten eine Länge von 4 cm und wurden entweder durch Ansaugen mit dem Munde oder unter der Luftpumpe gefüllt. Das eine Ende der Glasröhren wurde dann vorsichtig in einer Flamme zugeschmolzen, indem dafür Sorge getragen wurde, dass keine Luft eindringen konnte. Zu sechsen wurden dann diese Röhren zwischen Korkplatten gelegt, in welche seichte Rinnen geschnitten waren, diese zwischen zwei Objectträger mittels Gummibändern geklemmt und das Ganze in den Cylinder gesteckt. Die Röhren wurden dann anderthalb Stunden hindurch einer Centrifugalwirkung von ungefähr 4400 g ausgesetzt. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass eine gewisse Trennung stattgefunden hatte. Denn die schwereren Bestandtheile, wie die Stärkekörner, füllten in einer dichten klumpigen Masse das centrifugale Ende vollständig aus.

Da sich somit die Möglichkeit ergeben hatte, eine Trennung oder Umlagerung der Bestandtheile des Inhalts in diesen dünnen Röhren zu bewirken, wurde zunächst mit kleinen Pflanzen dasselbe Experiment angestellt, und zwar mit Keimpflanzen von *Papaver somniferum* und *Euphorbia Lagascae*.

1. *Papaver somniferum*.

Die Samen dieser Pflanze wurden in feuchtes Sägemehl gesät bei 26° C. Sie begannen nach 72 Stunden zu wachsen und wurden, nachdem die ganze, noch durchsichtige Pflanze eine Länge von 1,25 cm erreicht hatte, centrifugirt. Sie wurden in ihrer Lage wiederum durch Gips festgehalten. Das Eingipsen geschah folgendermassen. Ein kleines Bündel der Pflanzen wurde auf die in Figur 5 angegebene Weise in der Papierform aufgehängt und dann diese mit flüssigem Gips gefüllt. Im Moment, wo letzterer erstarrte, wurde die grosse Nadel herausgezogen und dadurch eine Linie geringerer Festigkeit geschaffen, die den Gipscylinder leicht in der Mitte auseinanderbrechen liess und so die spätere Entfernung der Pflanzen sehr erleichterte. Die Gipsform wurde dann in einem Glascylinder 2 Stunden mit einer Kraft von ca. 4400 g nach der Wurzel zu centrifugirt. Sofort nach Beendigung des Versuches wurde der Gipsblock einige Minuten in siedendes Wasser gelegt und hierdurch eine augenblickliche Fixirung des Inhalts der Pflanzenzellen bewirkt. Dann wurden die Pflanzen durch Zer-

brechen der Form befreit. Zur weiteren Erleichterung des Herausnehmens wurden übrigens auch die Pflänzchen leicht mit Paraffinöl oder Vaseline überzogen. Dies hatte, wenn das Oel nicht zu reichlich angewandt wurde, keinen Einfluss auf das spätere Wachsthum der Pflanzen. Nach der Fixirung wurden die Pflanzen in eine schwache Lösung (3 %) von Kalilauge zur Aufhellung gelegt. Man konnte jetzt unter dem Mikroskop von der Stengel- bis zur Wurzelspitze die Verlagerung des Inhalts ver-



Figur 5.
A = Korkplatte; B = Nadeln; C = Watte; D = Pflanzen;
E = Bindfaden; F = Nähnadel; G = Papierform; H = Gyps.

folgen. In allen Zellen war wie gewöhnlich der Iuhalt in das centrifugale Ende gedrängt. In den Milchgefässen war deutlich zu sehen, dass der Inhalt durch die ganze Länge der Pflanze in die Wurzel getrieben war und hier eine sehr dichte, körnige Masse bildete. Da es also möglich war, den Milchsaft auf diese Weise zu verlagern, wurden jetzt 50 Pflanzen von *Papaver somniferum* der Wurzelspitze beraubt, so dass die Milchgefässe offen waren, und in der oben beschriebenen Weise eingegipst. Damit der Gips nicht die Schnittflächen verstopfen konnte, wurde etwas Baumwolle in den Cylinder gelegt, in welche die Wurzeln hineinragten. Wenn dann 2 Stunden hindurch wie vorher centrifugirt wurde, war der Milchsaft vollständig aus der Pflanze entfernt, wie sich durch sorg-

fältige Beobachtung feststellen liess. Die aus der Form befreiten Pflanzen wurden jetzt bei 16° C. in Sägemehl gepflanzt, um zu untersuchen, ob und in welcher Zeit der Milchsaft zurückkehrte und wie das Wachsthum beeinflusst wurde. Alle 24 Stunden wurde eine Pflanze in Alkohol fixirt, 2 Stunden in Benzol gelegt und schliesslich in Balsam eingeschlossen. Durch diesen Process wurde die Pflanze vollständig durchsichtig gemacht, sodass auch die geringste Spur Milchsaft bemerklich wurde. Auf diese Weise fand ich, dass innerhalb 7 Tagen der Milchsaft in der ganzen Pflanze bis zu dem normalen Dichtichkeitsgrade zurückgekehrt war. Die verwundeten Wurzelspitzen heilten bald und wurden geschlossen, indem sie rasch eine bräunliche Farbe annahmen. Zum Vergleich wurde das Wachsthum von 12 normalen Pflanzen 7 Tage hindurch beobachtet. Das Resultat zeigt die Tabelle auf dieser Seite.

2. *Euphorbia Lagascae.*

Bei der Kultivirung dieser Pflanzen stellte es sich heraus, dass sich die Wurzeln in Sägemehl sehr schlecht entwickelten und bald zu dick für die Beobachtung wurden. Legte man die Samen jedoch zwischen feuchtes Filtrirpapier in eine feuchte Kammer bei 20° C., so keimten und wuchsen sie rasch. Wenn die Pflanzen 1 cm lang waren, wurden sie genau wie vorher eingegipst und centrifugirt. Nachdem ich mich dann mikroskopisch von der Abwesenheit des Milchsaftes überzeugt hatte, wurden die Pflanzen in Sägemehl bei 20° C. gesetzt und durch dreitägige Beobachtung des Wachsthums die durchschnittlichen Zahlen gewonnen, wie sie die folgende Tabelle zeigt.

Durchschnittlicher Zuwachs
in cm von 12 Pflanzen in 3 Tagen für *Euphorbia Lagascae*
und in 7 Tagen für *Papaver somniferum.*

	Normale Pflanzen	Centrifugirt, Wurzelspitze abgeschnitten	Nicht centrifugirt, Wurzelspitze abgeschnitten	Centrifugirt, Wurzelspitze nicht abgeschnitten
Euphorbia Lagascae . .	4,4	1,5	2	1,8
Papaver somniferum . .	4,6	2,8	3,3	2,9

Nach 3 Tagen war wieder in der ganzen Pflanze Milchsaft vorhanden und lief bei Verwundung heraus. Er kehrte also bei *Euphorbia Lagascae* in weniger als der halben Zeit zurück wie bei *Papaver somniferum*. Bei beiden Pflanzen waren die Exemplare ohne Milchsaft während der Zeit seiner Rückkehr schwächlicher im Aussehen und im Wachsthum (siehe die Tabelle). Nächst ihnen war am meisten das Wachsthum jener Pflanzen gehindert, deren Milchsaft einfach verlagert oder in der Wurzel aufgehäuft war. Dann kamen diejenigen, deren Schädigung nur im Wundreiz bestand, und schliesslich die Controllpflanzen, deren Wachsthum natürlich am schnellsten war.

Eine weitere Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, ob sich der Milchsaft ähnlich wie in den Capillaren auch in der Pflanze selbst in seine Bestandtheile zerlegen lasse. Zu diesem Experiment wurden von jeder der folgenden Pflanzen: *Euphorbia splendens. Regis Jubae, grandidens, atropurpurea, antiquorum, caput Medusae* je 2 Stengelspitzen von 4 cm Länge centrifugirt. Da *Euphorbia splendens* das günstigste und typischste Object ist, werde ich meine Beobachtungen nur von dieser Species mittheilen. Die Milchröhren in dieser Pflanze sind sehr weit und eignen sich in Folge dessen gut für unser Experiment. Wie Molisch[1]) constatirt hat, liegen die Stärkekörner an der Wand des Plasmaschlauches und zwar mit ihrer langen Achse parallel zu der der Milchröhren. Bei Verletzung derselben fliesst der Milchsaft rasch und in grossen Quantitäten aus und führt die Stärkekörner mit sich. Von den zwei Stücken jeder Pflanze wurde eins der Spitze beraubt, um die Milchröhren zu öffnen. Alle wurden dann eingegipst (Fig. 2) und 2 Stunden bei ca. 4400 g centrifugirt. Sofort nachher wurden Längsschnitte gemacht und untersucht.

Wo die Spitze nicht entfernt war, waren an manchen Stellen die Stärkekörner deutlich aufgehäuft, besonders da, wo die Milchröhren eine kurze Strecke gerade verliefen. Eine ebenso schöne Trennung, wie sie in Capillaren zu erreichen ist, war selbstverständlich wegen des unregelmässigen Verlaufs der Milchröhren nicht zu erwarten.

In den Stengeln ohne Spitzen konnte beobachtet werden, dass in den geraden Partien der Milchröhren in der Nähe der Schnitt-

1) Molisch, Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen, 1901, p. 415 ff.

fläche die Stärkekörner und der gesammte Inhalt herausgeschleudert war. In den bogigen Theilen jedoch, wo die Centrifugalkraft mehr oder weniger gegen die Zellwand wirkte, war der Inhalt nur unvollständig entleert. Dasselbe Resultat wurde bei den Wurzeln von *Taraxacum* erzielt. Schliesslich wurde die Milch einiger Milchpflanzen in engen einseitig zugeschmolzenen Glasröhrchen eine Stunde lang mit ca. 4400 g centrifugirt. Auf diese Weise konnte eine deutliche Trennung der Bestandtheile erreicht werden. Im centrifugalen Ende des Röhrchens waren stets die Stärkekörner zu finden, die einen weissen Haufen bildeten. Dann kam das Wasser, welches nach dem centrifugalen Ende zu klar war, nach dem anderen Ende jedoch allmählich trüber und trüber wurde und schliesslich in den milchigen Theil des Milchsaftes überging, der stets den grössten Theil der centrifugirten Masse ausmachte. Ganz oben am centripetalen Ende des Röhrchen war das Oel des Milchsafts zu finden, welches sich nach Anwendung von Osmiumsäure schwärzte [1]).

Wenn wir jetzt die Capacität der Glasröhre, deren Durchmesser gleichmässig ist, berechnen, so sind wir in der Lage, annähernd den procentischen Gehalt des Milchsafts an Stärke anzugeben. Auf diese Weise habe ich in Glasröhrchen, in denen der Milchsaft 5,5 cm hoch stand und deren Durchmesser überall 2 mm betrug, natürlich unter Berücksichtigung des gekrümmten Centrifugalendes der Röhre, folgende Werthe für den Stärkegehalt in den verschiedenen Pflanzen gefunden. In *Euphorbia antiquorum* 2,61 cbmm = 1,52 %; in *Euphorbia regis Jubae* 2,09 cbmm = 1,22 %; in *Euphorbia atropurpurea* 3,14 cbmm = 1,83 %; in *Euphorbia Wulfenii* 2,79 cbmm = 1,62 %; in *Euphorbia splendens* 4,18 cbmm = 2.43 %. Bei den letzten beiden Pflanzen wurde Milchsaft sowohl von der Spitze als von der Basis genommen. Es stellte sich jedoch heraus, das der Stärkegehalt oben und unten vollkommen gleich war.

Man könnte auf diese Weise noch durch eine andere Methode als die, welche Schullerus [2]) gebraucht hat, nachweisen, dass der Stärkegehalt in Euphorbiaceen an Menge während des Aushungerns abnimmt. Gleicherweise könnte der Wechsel im Gehalt zu verschiedenen Jahreszeiten in derselben Pflanze berechnet werden.

1) Molisch, l. c., p. 36.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, 2. Aufl., Bd. 1, p. 594.

Wie ich oben sagte, konnte bei *Euphorbia Wulfenii* und *Euphorbia splendens* kein Unterschied im Stärkegehalt in dem oberen und unteren Ende der Pflanze entdeckt werden. Damit ist bewiesen, dass die Stärke gleichmässig im Milchsaft vertheilt ist und nicht etwa, wie man vermuthen könnte, wegen ihres grösseren specifischen Gewichtes herabsinkt. Wenn also ein Wechsel in ihrer Lage vorkommt, so ist dies auf eine Strömung des Milchsaftes, die in intacten Pflanzen oft vorkommt, zurückzuführen[1]). Folgendes von Schwendener[2]) angestellte Experiment zeigt ein ähnliches Verhalten der Stärkekörner in Milchsaft. Wenn er einen Tropfen frischen Milchsaftes zwischen Deckglas und Objectträger brachte und diesen dann vertical hinstellte, so fand er, dass die Stärkekörner nicht sinken, und schreibt dieses dem emulsionsartigen Charakter des Milchsafts zu. Dies Experiment wurde auch durch Molisch[3]) bestätigt. So lange als die Glasröhren, in welchen der Milchsaft centrifugirt war, in verticaler Lage gehalten wurden, trat keine Vermischung der klaren Wasserschicht und der milchigen Flüssigkeit darüber ein, selbst wenn sie mehr als einen Monat lang standen. Wurden die Röhren jedoch nur ein paar Minuten horizontal gelegt, so wurde die Wasserschicht sofort trübe, weil sie sich rasch mit der milchigen Flüssigkeit wieder vermischte.

Zum Vergleich wurden Röhrchen von derselben Grösse und Capacität mit gewöhnlicher frischer Milch gefüllt und centrifugirt. Das Caseïn der Milch war wie die Stärke wegen seines grösseren specifischen Gewichtes in das centrifugale Ende geschleudert. Der Gehalt der Milch an Caseïn belief sich auf 5,5 %, ist also mehr als zweimal so gross als der an Stärke im günstigsten Falle im pflanzlichen Milchsaft ist. Das Caseïn ging allmählich in eine klare Wasserschicht über, ganz oben war der Rahm oder der ölige Theil der Milch, der mit Osmiumsäure sich tief schwärzte und ungefähr 4,1 % der ganzen Masse betrug. Dieses stimmt ungefähr mit der Angabe Dammar's[4]) überein, welcher 4,3 % Fett in der Milch angiebt.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, 2. Aufl., Bd. I, p. 594.
2) Schwendener, Botanische Mittheilungen, 1898, Bd. II, p. 100.
3) Molisch, l. c., p. 80.
4) Dammar, Chemisches Handwörterbuch, 1876, p. 487.

Theil VI.

Krystalle.

Theile von krystallführenden Pflanzen wie *Agave americana* und *Tradescantia fluminensis* wurden centrifugirt, um zu sehen, ob es möglich war, die grossen nadelartigen Krystalle oder Raphiden durch die Wand der Krystallzellen zu schleudern.

Agave americana.

Die Krystalle von *Agave americana* sind die grössten und eignen sich deswegen am besten für unsern Zweck. Bekanntlich kommen zwei Krystallarten in den Blättern dieser Pflanze vor, nämlich grosse Raphidenbündel und besonders grosse Einzelkrystalle. Alle liegen im Mesophyll des Blattes. Aus dem dickeren Theil des Blattes wurden 1 cm hohe und 2 cm breite runde Scheiben geschnitten, die genau in die Glascylinder hineinpassten. Nach 2stündigem Centrifugiren bei ca. 4400 g stellte es sich heraus, dass es selbst unter diesen Bedingungen nicht möglich war, die Krystalle durch die Zellwand zu schleudern. Das ganze Raphidenbündel war in allen Fällen nach dem centrifugalen Ende der Zelle geschleudert, und es war deutlich zu sehen, wie die Spitzen die Membran berührten, sie jedoch in keinem Falle durchbohrten. Die Stücke wurden wieder in die Glascylinder gelegt, und von Zeit zu Zeit nachgesehen, ob irgend welche Zellen durch diese Behandlung getödtet waren, besonders die Krystallzellen. Der gesammte Inhalt einschliesslich der Krystalle war nach 24 Stunden so vollkommen in die normale Lage zurückgekehrt, dass keine Spur der Centrifugenwirkung zurückgeblieben war.

Da das Gewicht dieser Krystalle unzureichend ist, um die Zellwand zu durchbohren, wurde eine andere Versuchsanordnung für *Agave americana* getroffen. Im oberen Theil des Glascylinders wurde eine Scheibe wie vorher befestigt, und zwar so weit, dass sie ihre Lage erst dann aufgab, wenn die Maschine ihre volle Kraft entwickelt hatte. Die Scheibe wurde so durch einen plötzlichen Stoss auf den Boden des Cylinders geschleudert. Auf diese Weise konnte wenigstens in einem Falle constatirt werden, dass drei Raphiden durch die Zellwand gedrungen waren (Fig. 9, Taf. I). Die

Zellen, in welche sie hineinragten, waren 24 Stunden nach dem Experiment noch am Leben. Während dieser 24 Stunden war der Inhalt wieder normal angeordnet, nur die eingedrungenen Krystalle waren natürlich nicht zurückgekehrt, weil sie festgehalten wurden. Die unteren Zellen der Scheibe waren zerdrückt und getödtet, die oberen lebten weiter, und in einigen von ihnen war noch nach 7 Tagen Plasmaströmung sichtbar.

Die grossen Krystalle konnten nicht durch die Zellwand getrieben werden, wenngleich in einem Falle ein grosser Krystall die Wand der Nebenzelle eine ziemliche Strecke weit trichterartig eingestülpt hatte. Es ist wahrscheinlich, dass trotz der ausserordentlich hohen Centrifugalkraft jene 3 Raphiden nicht durch ihr eigenes Gewicht allein durch die Wand getrieben wurden, sondern auch durch das der anderen, in welche sie fest eingezwängt waren (Fig. 9, Taf. I), unterstützt wurden.

Um eine ungefähre Vorstellung davon zu gewinnen, welcher Druck eine Nadel in das Gewebe treibt, wurde ein möglichst scharf geschliffenes Nadelstückchen unter besonderen Vorsichtsmassregeln auf ein Stück Gewebe gesetzt und oben mittelst kleiner Gewichte soweit belastet, bis es etwas herabsank. An mikroskopischen Schnitten wurde dann festgestellt, ob es die Zellwände durchbohrt hatte. Es wurde gefunden, dass die Nadel sammt den Gewichten ca. 4 mg wiegen musste, bis sie die Membran durchdringen konnte.

Eine einzelne Raphide wiegt ungefähr 0,0000038 mg, übt also während des Centrifugirens einen Druck von ca. 0,016 mg aus; die entsprechenden Werthe für die grossen Einzelkrystalle sind ca. 0,00055 mg und 2,5 mg.

Bei *Tradescantia fluminensis* wurden die Raphiden ebenfalls in das centrifugale Zellende geschleudert, durchbohrten jedoch die Membran nicht. Kurze Zeit nach dem Centrifugiren waren sie wieder in ihre normale Lage zurückgekehrt.

Theil VII.

Vaucheria.

In besonderem Hinblick auf das Oel, welches oft sehr reichlich in einigen Species von *Vaucheria* vorhanden ist, wurde auch dieses Object in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen.

Um Exemplare von geeigneter Grösse zum Centrifugiren zu erhalten, wurden die Pflänzchen aus Schwärmsporen gezogen, die man jederzeit leicht nach Klebs'[1]) Methode durch Verdunkeln erhalten kann. Wenn diese eine Länge von 1 cm erreicht hatten, wurden sie auf dem Objectträger in derselben Weise befestigt, wie es bereits von Mottier[2]) für *Cladophora* angegeben ist. Diese Methode der Fixirung ist deswegen besonders zweckmässig, weil die Algen zu jeder Zeit beobachtet werden können, ohne sie irgendwie zu stören. Die Höhe der Centrifugalkraft betrug wieder ca. 4400 g.

Nach zweistündiger Einwirkung waren alle beweglichen schweren Bestandtheile in das centrifugale Ende der Schläuche getrieben. In dem äussersten Ende war eine geringe Menge von beinahe durchsichtigen, farblosen Körperchen sichtbar, welche sich, da sie von Salzsäure ohne Aufbrausen gelöst wurden, als Calciumoxalat[3]) herausstellten.

Dann folgte eine dichte verworrene Masse von Chlorophyllkörnern, in der hier und da noch einige Krystalle von Calciumoxalat lagen, welche durch die Dichtigkeit der ganzen Chlorophyllmasse zurückgehalten wurden.

Das centripetale Ende des Fadens war ganz klar; nach dieser Richtung hatte sich das Oel bewegt und sich sehr reichlich eine Strecke weit hinter dem Chlorophyll angesammelt. Auch hier kamen oft vereinzelte Tropfen im Chlorophyll vor, die festgehalten und an ihrer Bewegung gehindert worden waren.

Nach ein paar Stunden machte sich in den unverletzten Fäden eine deutliche Rückwärtsbewegung der Inhaltsbestandtheile bemerklich. Fast in allen Fällen trat, und zwar unter günstigen Bedingungen innerhalb vier Tagen, vollkommene Wiederumlagerung ein. Die Oeltropfen waren dann ganz wie vorher durch die Zelle vertheilt. Wenn die Sporen, aus denen sich die Fäden entwickelt hatten, von dem Gips freigelassen waren, wurden sie, falls die aus ihnen hervorgegangenen Fäden lang genug waren, um den ganzen Inhalt bequem aufzunehmen, vollständig entleert und blieben als durchsichtige Kugeln zurück.

1) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, p. 19.

2) l. c., p. 327.

3) Poulsen, Botanical Micro-chemistry, 1886, p. 96.

In anderen Fällen lagen einzelne Fäden eine Strecke weit rechtwinklig zur Richtung der Centrifugalkraft, wobei natürlich der Inhalt gegen die Längswand gepresst wurde. Unter diesen Umständen gebrauchte die Rückwanderung eine etwas geringere Zeit, da sich die einzelnen Substanzen in Folge ihrer grösseren Berührungsfläche leichter wieder mischen konnten.

Theil VIII.

Lebermoose.

Das Vorhandensein der sogenannten Oelkörper[1]) in den Lebermoosen gab Veranlassung, auch mit diesen Pflanzen zu experimentieren, und zwar wurden *Jungermannia albicans*, *Jungermannia barbata*, *Trichocolea tomentella*, *Lophocolea bidentata*, *Mastigobryum trilobatum*, *Lepidozia reptans*, *Plagiochila asplenioïdes*, *Calypogeia trichomanis* und *Radula complanata* benutzt. Ueberall, wo Oelkörper vorhanden sind, ist ihre Zahl nicht gross und ihr Aussehen in einzelnen Fällen verschieden (Fig. 6 u. 7, Taf. I).

Kräftige Exemplare wurden ähnlich wie bei *Vaucheria* (p. 33) auf dem Objectträger befestigt und 2 Stunden lang bei ca. 4400 g centrifugirt, und zwar so, dass die Centrifugalkraft möglichst in der Richtung der langen Achse der meisten Zellen wirkte. Die Beobachtung zeigte, dass die Oelkörper stets in das centrifugale Zellende geschleudert waren (Fig. 6 u. 7, Taf. I). Alle Oelkörper färbten sich mit Osmiumsäure schwarz und zeigten dadurch den Gehalt von Oel an. Ihre durch das Centrifugiren bewirkte Lage weist jedoch noch auf eine andere specifisch schwerere Substanz hin. Dieses stimmt mit den Resultaten Pfeffer's[2]) überein, der



Weiter wurde auch ein Versuch gemacht, Oel und Proteïn mit 2 bis 3 Theilen mit Wasser verdünnten Alkohols nach den Angaben Pfeffer's[1]) zu trennen. Bei dieser Behandlung konnte man winzige Oeltröpchen aus den Oelkörpern ausfliessen sehen, die sich jedoch bald auflösten. Wenn dies nicht der Fall gewesen wäre, würde es auch hier, wie in den öl- und proteïnhaltigen Samen (Theil II), möglich gewesen sein, durch Centrifugalkraft das Oel in das centripetale und die Proteïnhülle in das centrifugale Ende zu bringen. Es ist überraschend, wie fest nach Fixirung mit selbst so schwachem Alhohol die Zellbestandtheile in ihrer Lage gehalten werden; denn es war absolut unmöglich, sie durch die Centrifugalkraft zu bewegen.

Wie auch sonst wurden die Pflanzen durch die Wirkung der Centrifugalkraft nicht getödtet; denn gleich nach dem Experiment war eine deutliche Bewegung in vielen Zellen, besonders längs der Plasmafäden (Fig. 6 u. 7, Taf. I) bemerklich. Es genügten bei 16° C. 36 Stunden zur vollkommenen Wiederumlagerung aller Zellbestandtheile.

Theil IX.

Der Kern.

Die Lage des Kerns nach dem Centrifugiren verdient mit ein paar Worten erörtert zu werden, besonders da einige Meinungsverschiedenheiten in Bezug auf sein specifisches Gewicht zu existiren scheinen.

Alle Kerne der vielen Pflanzen, die ich untersucht habe, wurden, wenn sie nicht auf irgend eine Weise rein mechanisch festgehalten wurden, in das centrifugale Zellende geschleudert.

Während meiner Untersuchungen erschien eine Schrift von Němec[2]), in welcher er die Behauptung aufstellt, dass in den Zellen der Wurzelspitze vieler Pflanzen der Kern vermöge seines geringeren specifischen Gewichtes in das physikalisch obere Ende steigt und sich damit als specifisch leichter als die übrigen Zellbestandtheile erweist.

---

1) l. c., p. 5.

2) Němec, Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1901, Bd. XXXVI, p. 106 bis 120.

Fig. 2. Zelle aus dem Kotyledo von *Cucurbita Pepo*.

Fig. 3. Zelle aus dem Kotyledo von *Helianthus annuus*.

Fig. 4. Zelle aus dem Kotyledo von *Pisum sativum*.

Fig. 5. Zelle aus dem Kotyledo von *Phaseolus multiflorus*.

Fig. 6 und 7. Zellen aus dem Blatte der Lebermoose *Calypogeia trichomanis* und *Plagiochila asplenioïdes*. Sie zeigen die Chlorophyllkörner und die Oelkörper im centrifugalen Zellende.

Fig. 8 zeigt eine Zelle aus dem Kotyledo von *Phaseolus multiflorus*, die nach zehntägigem Wachsthum centrifugirt wurde. Die oft beobachtbare, netzartige Structur des Plasmas ist hier besonders gut zu sehen.

Fig. 9. Drei Raphiden von *Agave americana* sind durch die Centrifugalkraft durch die Zellwand getrieben.

Fig. 10. Ein grosser Einzelkrystall derselben Pflanze hat die Zellwand während des Centrifugirens trichterartig eingetrieben.

Schicksal des herausgeschleuderten Nucleolus zu verfolgen. Alle drei Tage wurde die Wurzel einer Pflanze fixirt, geschnitten und gefärbt.

In beinahe allen etwas in die Länge gestreckten Zellen war der Nucleolus herausgeschleudert und lag als roth gefärbte Kugel im centrifugalen Zellende, während der durch das Plasma festgehaltene Kern etwas weiter nach oben lag. Solange der Nucleolus existirte, näherte er sich nicht wieder dem Kern, sondern blieb in seiner Lage. Schliesslich begann er Anzeichen von Auflösung zu zeigen und nach 27 tägigem Wachsthum bei 26° C. war keine Spur mehr von ihm übrig.

Die Abwesenheit des Nucleoles im Kern, in welchem er niemals neugebildet wurde, schien das Wohlbefinden des Kerns nicht zu beeinträchtigen. In allen Fällen blieb letzterer leben. Ich bin leider nicht in der Lage, die interessante Frage zu entscheiden, ob sich Kerne ohne Nucleolus noch theilen können, da es mir nicht gelang, einen nucleoluslosen Kern im Zustande der Theilung anzutreffen.

Es wurde vielfach versucht, den Nucleolus in den Haaren verschiedener Pflanzen, wie z. B. bei *Momordica, Cucurbita* und anderen, zu entfernen, doch war dies stets unmöglich.

Theil XI.

Chromatophoren.

Da die Chlorophyllkörner stets in das centrifugale Zellende geschleudert wurden, war es auch erwünscht, zu untersuchen, ob die Chromatophoren sich ähnlich verhielten. Unter einer grossen Anzahl von Pflanzen bewegten sich die Chromatophoren in das centripetale Ende bei ca. 4400 g nur bei einer einzigen, nämlich bei *Caltha palustris*. Ungeöffnete Knospen wurden einfach in Glasröhren eingegipst. Die Stärke in den Schliesszellen gab durch ihre Lage nach dem Centrifugiren die Richtung der Centrifugalkraft in den kleinen Blüthenblättern an. In den benachbarten Zellen konnte man deutlich sehen, dass die Chromatophoren im centripetalen Ende lagen. Bei allen übrigen Objecten befanden sie sich, wie gesagt, im centrifugalen Zellende.

Theil XII.

Plasmolyse.

Als letztes Experiment wurden die Blätter von *Elodea canadensis* sowie Zwiebeltheile von *Allium* und Stücke der Knollen von *Dahlia* in Chlornatrium- und Zuckerlösung plasmolysirt und centrifugirt. Bei *Elodea* genügte 10 % Zuckerlösung, um die Zellen hinreichend zu plasmolysiren. Dieses Experiment wurde durch die Vermuthung angeregt, dass vielleicht die plasmolysirten Zellen ein geringeres Gewicht als die plasmolysirende Flüssigkeit haben könnten. In allen Fällen jedoch wurden die plasmolysirten Zellen durch die Flüssigkeit hindurch nach dem centrifugalen Ende geschleudert.

Zusammenfassung.

Ueberblicken wir zum Schluss noch einmal den Gang unserer Untersuchung, so lassen sich die hauptsächlichsten Resultate kurz folgendermaassen zusammenfassen.

In centrifugirten Samen sucht der Inhalt in seine normale Lage zurückzukehren, einerlei ob sie am Keimen verhindert werden oder nicht. Im ersten Falle ist die Umlagerung nur unvollständig und dauert ziemlich lange, im letzteren geht sie rascher vor sich und zwar hängt die Schnelligkeit der Rückkehr von der Lebhaftigkeit des Wachsthums ab. Die normale Anordnung der Zellbestandtheile beginnt zuerst in den Zellen des Embryos, setzt sich dann längs der Gefässbündel fort und breitet sich von da weiter aus. Lebhaftes Wachsthum des jungen Keimlings setzt erst dann ein, wenn der normale Zustand wiederhergestellt ist.

In einzelnen Samen setzte die ausserordentlich dichte Füllung der Zellen mit Reservestoffen ihrer Dislocirung einen so grossen mechanischen Widerstand entgegen, dass erst nach theilweiser Entleerung der Zellen durch Wachsthum die angewandte Centrifugalkraft den gewohnten Effect hervorbringen konnte.

Stärke und Proteïnkörner haben ein grösseres specifisches Gewicht als der Zellsaft; das Gleiche gilt für die Oelkörper der Lebermoose, die Chlorophyllkörner und die Chromatophoren, mit Ausnahme derer von *Caltha palustris*, während natürlich das Oel sich immer als der leichteste Zellbestandtheil erwies. Wie zu erwarten

war, hatten die plasmolysirten Zellen ein grösseres specifisches Gewicht als die plasmolysirende Flüssigkeit. Bei allen untersuchten Objecten waren die Kerne stets schwerer als der Zellsaft, sodass ihre gelegentlich beobachtete Lage im oberen Theil einer Zelle nicht auf physikalische Ursachen zurückgeführt werden kann.

Aus den Siebröhren verschiedener Pflanzen konnte der Inhalt durch Centrifugiren ziemlich vollständig herausgeschleudert werden und wurde nach einiger Zeit neugebildet. Die Neubildung ging doppelt so rasch vor sich, wenn die Pflanze im Licht ihre Assimilationsthätigkeit entfalten konnte, als wenn sie im Dunkeln wuchs.

Auch den Milchsaft gelang es durch Centrifugiren zu entfernen. Er wurde ebenso wie der Siebröhreninhalt wiedererzeugt. Gewöhnlich begannen erst die Pflanzen lebhafter zu wachsen. Doch kann man nicht entscheiden, ob das Fehlen des Milchsaftes oder die durch das Centrifugiren bewirkte allgemeine Störung die Wachsthumshemmung verursacht. In kleinen Glasröhrchen centrifugirter Milchsaft konnte leicht in seine Hauptbestandtheile zerlegt und die Menge der Stärke annähernd bestimmt werden.

Obwohl das Wachsthum junger Keimlinge während des Centrifugirens verzögert wurde, blieb es doch nie vollkommen still stehen. Die Nachwirkung äusserte sich in langsamerem Wachsthum noch ziemlich lange Zeit, verwischte sich jedoch schliesslich ganz.

Von besonderem Interesse ist es schliesslich, dass der Kern lange ohne Nucleolus existiren kann und dass dieser nicht neugebildet wird. Wichtiger würde es freilich sein, wenn es festzustellen gelänge, ob sich ein solcher nucleolusloser Kern noch theilen kann. Leider konnte hierüber nichts Sicheres mitgetheilt werden.

Schliesslich ist es mir ein Vergnügen, Herrn Prof. Pfeffer für die stete Freundlichkeit und die gütige Kritik, deren ich mich während meiner Arbeit zu erfreuen hatte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Der Pfeil giebt in jeder Zeichnung die Richtung an, in welcher die Centrifugalkraft auf die Zelle gewirkt hatte. Mit Ausnahme der Figur 9, welche 250 mal vergrössert ist, sind alle Zeichnungen 700 mal vergrössert.

Fig. 1. Zelle aus dem Endosperm von *Ricinus communis*. Wie in Fig. 2 und 3 sind die heller gehaltenen Körper die Proteïnkörner, die dunkle Masse ist das Oel.

(Fortsetzung der Tabelle.)

Species	Durchschnittliche Länge		Anzahl der gemessenen	
	Gefässe	Holzzellen	Gefässe	Holzzellen
Corylus Avellana, 2 jährig				
aufrechte Form	—	30,49	—	300
Trauerform	—	29,74	—	300
Sorbus aucuparia, 3 jährig				
aufrechte Form	20,31	33,33	200	300
Trauerform	23,04	36,15	200	300
Fagus silvatica				
aufrechte Form 20—15 J.	—	49,4	—	500
aufrechte Form 15—12 „	—	43,13	—	700
aufrechte Form 8—5 „	—	38,62	—	500
aufrechte Form 4—2 „	—	36,18	—	800
Trauerform 20—15 J.	—	51,12	—	500
Trauerform 15—12 „	—	47,21	—	700
Trauerform 8—5 „	—	46,07	—	800
Trauerform 4—2 „	—	40,12	—	900
Ulmus montana				
aufrechte Form 10—5 J.	—	38,41	—	500
aufrechte Form 5—2 „	12,42	33,24	200	1200
Trauerform 10—5 J.	—	33,00	—	1100
Trauerform 5—2 „	11,82	28,98	200	1000

Betrachten wir die Resultate der oben angeführten Messungen, so erkennen wir bei den Trauervarietäten von *Fraxinus*, *Caragana*, *Sorbus* und *Fagus* eine Verlängerung sowohl der Holzzellen als auch der Gefässe im Vergleich mit den entsprechenden Elementen der aufrechten Formen.

Ein umgekehrtes Verhalten beobachten wir dagegen bei den vergleichenden Messungen bei *Corylus*, vor allem aber bei *Ulmus*. Um die Frage, wie es sich mit der Holzzellenlänge aufrechter und hängender Zweige ein und desselben Baumes verhält, beantworten zu können, wählte ich als Untersuchungsobject die *Forsythia suspensa*, deren Zweige bekanntlich einestheils schlaff herabhängen, anderntheils aber fast senkrecht in die Höhe wachsen.

Die Schwankungen in der Zellenlänge einjähriger Sprosse machten eine grosse Zahl von Untersuchungen erforderlich, trotzdem zeigten die Resultate der Messungen, welche allerdings zusammengenommen eine gewisse Holzzellen-Längendifferenz zwischen der aufrechten und der hängenden Astform ergaben, in den einzelnen Summen keine Constanz, so dass die hier gefundenen Zahlenwerthe: 36,15 = Holzzellenlänge für aufrechte Zweige und: 37,9 für hängende Zweige nicht berücksichtigt werden dürfen. Namentlich nicht zur Beantwortung der Frage, in wie weit die durchschnittliche Holz-Elementgrösse durch Lageveränderung des betreffenden Astes beeinflusst wird.

Auf die von Baranetzky hierüber angestellten Versuche werde ich später eingehen. Ueber das morphologische Verhalten solcher in Zwangslage wachsender Zweige geben uns die Arbeiten Vöchting's[1]) Aufschluss, in welchen auch eingehende Beobachtungen über Trauervarietäten ihre Besprechung finden. Vöchting nimmt für das Wachsthum sämmtlicher Trauervarietäten eine durch den Einfluss der Schwerkraft zustande kommende Hemmung an, die sich bei den verschiedenen Objecten bald früher bald später in ihrem Habitus und im Längen- und Dickenwachsthum der Zweige zu erkennen giebt. In wie weit nach Entfernung des hemmenden Einflusses der Schwerkraft, dadurch nämlich, dass man die sonst nach abwärts wachsenden Zweige, entsprechend der Lage der Aeste aufrechter Stammart, horizontal oder nach oben wachsen lässt, Veränderungen im Bau des Holzkörpers, in der Länge der Holzzellen und Gefässe auftreten, müssen weitere Versuche lehren.

Ohne an dieser Stelle auf sonstige Vergleiche zwischen aufrechten Formen und Trauervarietäten einzugehen, möchte ich im folgenden eine Reihe von Versuchen besprechen, die ich im Verlauf des vergangenen Sommers an einer Anzahl von Trauervarietäten im botanischen Garten zu Tübingen anstellte. Die von mir gewählten Objecte waren *Fagus silvatica* var. *pendula* 2 Exemplare, *Sorbus aucuparia* var. *pendula* 2 Exemplare, *Corylus avellana* var. *pendula* 1 Exemplar, *Ulmus montana* 2 Exemplare, ausserdem standen mir in einem Freiburger Privatgarten noch 2 Exemplare von *Fraxinus excelsior* var. *pendula* zu meinen Versuchen zur Verfügung.

---

1) H. Vöchting, 1. Pflügers Archiv, Bd. XV, 1877; 2. Ueber Organbildung im Pflanzenreich; 3. Botan. Zeitung, Bd. XXXVIII, 1880. Vergl. ferner: Frank Schwarz, Untersuchungen aus dem Tübinger Institut, Bd. I, 1881: Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen.

Ausgehend von den Untersuchungen Hegler's[1]) über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen lag die Frage nahe, ob nicht durch eine in geeigneter Weise vorgenommene Belastung junger, im Wachsthum befindlicher, einjähriger Längstriebe von Trauervarietäten eine Veränderung im mechanischen Gewebe zu erzielen sei; derart, dass die belasteten Objecte im Bau ihres Holzkörpers, in der Structur der Bastbündel, oder in der Ausbildung des Rindencollenchyms eine mehr oder weniger ausgesprochene Verstärkung erfahren sollten. Diese hätte entweder in der Form einer Hypertrophie, also einer Verdickung und Verlängerung der einzelnen Elemente, bei gleicher Anzahl der Zellen, oder unter dem Bilde einer Hyperplasie, als eine Vermehrung der einzelnen Zellelemente, auftreten können.

Dass es dabei zu einer Neuproduction von mechanischen Elementen — an solchen, diesen Geweben für gewöhnlich nicht zukommenden Orten — käme, erschien nach den von Küster[2]) vorgenommenen Nachuntersuchungen der Hegler'schen Arbeit unwahrscheinlich, andererseits forderten aber die jüngsten Arbeiten Vöchting's zur Physiologie der Knollengewächse dazu auf, den Einfluss einer constant zunehmenden Zugkraft auf wachsende Sprosse und zwar speziell auf die Neubildung von fremden Zellelementen zu untersuchen.

Vor allem war hierbei von Interesse, wie es sich mit der Ausbildung der Tschirch'schen Sclereïden im Bastring von *Fraxinus excelsior* verhielte.

Die Versuchsanordnung war im allgemeinen bei sämmtlichen Objecten dieselbe. Junge Triebe (Langtriebe) wurden in ihren 2—3 jüngsten Internodien, jeweils über dem apicalen Theil eines solchen, mit einem etwa 1 cm breiten Wattering umgeben, auf welchem in 2—3 Ringtouren ein Bastband aus Pflanzenfaser leicht aufgebunden wurde. Von jedem dieser Bastringe liefen sodann zwei Bänder zu dem aus Gaze gefertigten Beutel, welcher die Gewichte trug. Diese Anordnung machte es möglich, die Belastung auf mehrere Internodien zu vertheilen, und somit anfangs auf die noch zarten Endtriebe nicht das ganze Gewicht der Belastung wirken zu lassen. Im Verlauf des Wachsthums konnte nun die

1) R. Hegler, Berichte über die Verhandlungen der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig, 43. Bd., 1891.

2) E. Küster, Beiträge zur Kenntniss der Gallenanatomie, Flora 1900.

oberste Bindung gelöst und das Band an das unterdessen neu entstandene Internodium des jungen Triebes in der oben angegebenen Weise wieder befestigt werden. Die meisten der in dieser Art belasteten Zweige sowie die Gewichtsbeutel selber wurden durch Bastschlingen an Pfählen lose befestigt, um wenigstens einigermassen gegen das hin und her geschleudert werden bei stürmischen Wetter gesichert zu sein. Trotz dieser Vorsichtsmassregel wurden durch die Unbill der Witterung eine Reihe von Versuchsobjecten im Laufe des Sommers abgerissen.

Ich begann die Belastung am 15. Mai bei zwei Trauerbuchen. Die Belaubung war im Entstehen, und die jungen Langtriebe maassen im Durchschnitt etwa 12 cm. Es wurden im ganzen 9 Zweige belastet und zwar zunächst mit 100 g. Bis zum 1. Juni wurden zu jedem Gewicht alle Tage 3 g hinzugefügt, bis zum 15. Juni alle 2 Tage 5 g, bis zum 1. Juli alle 2 Tage 10 g, bis zum 1. August 15 mal 25 g. Vom 1. August bis zum 1. September wurden 4 mal (alle 8 Tage) 50 g zugefügt. Somit war bis zum Herbst die Belastung auf über 800 g gestiegen, betrug also etwa das 20fache des natürlichen Ast-Gewichtes.

I. Versuchsreihe.

Fagus silvatica var. *pendula*.

Baum A.

Ast 1.	Belastet vom	15. V.	Länge:	18,1 cm.	Internodien	5.
	(822 g) bis	27. X.	„	59,0 „	„	10.
Ast 1a.	Unbelastet vom	15. V.	„	17,6 „	„	5.
	bis	27. X.	„	52,4 „	„	9.

Dazu bei 1a ein Johannistrieb von 11 cm Länge mit 4 Internodien.

Die zur vergleichenden Untersuchung gewählten Stücke wurden jeweil aus dem basalen, mittleren und apicalen Theil der Zweige gewählt.

1 und 1a zeigten etwa gleichen Gesammtdurchmesser, Anordnung und Ausbildung von Holz- und Basttheil liessen wesentliche Unterschiede nicht erkennen.

Ast 2.	Belastet vom	15. V.	Länge:	17,5 cm.	Internodien	6.
	(870 g) bis	27. X.	„	49,2 „	„	8.
Ast 2a.	Unbelastet vom	15. V.	„	15,6 „	„	6.
	bis	27. X.	„	54,0 „	„	10.

Das Bild des Querschnittes von 2 wies zu 2a einen beträchtlichen Unterschied auf, derart nämlich, dass der unbelastete Zweig in seinen sämmtlichen Theilen, Gesammtquerschnitt, Rinde, Bastring, Holzkörper, eine bei weitem stärkere Ausbildung zeigte als der belastete Zweig.

Ast 3.	Belastet vom	15. V.	Länge:	18 cm.	Internodien	5.
	(810 g) bis	27. X.	„	40,5 „	„	8.
Ast 3a.	Unbelastet vom	25. V.	„	18,2 „	„	5.
	bis	27. X.	„	47,1 „	„	8.

Dazu ein Johannistrieb von 7 cm Länge.

Auch hier zeigte sich im mikroskopischen Bild dasselbe Verhalten wie bei Ast 2 und 2a.

Ast 4.	Belastet vom	15. V.	Länge:	8,7 cm.	Internodien	4.
	(825 g) bis	27. X.	„	21,2 „	„	6.
Ast 4a.	Unbelastet vom	15. V.	„	9,1 „	„	4.
	bis	27. X.	„	18,0 „	„	6.

Dazu ein Johannistrieb von 6 cm Länge.

Die Untersuchungen ergaben hier keine nennenswerthen Verschiedenheiten des Gesammtdurchmessers, des Baues der Bastbündel und der Ausbildung des Holzkörpers.

Ast 5.	Belastet vom	15. V.	Länge:	9,5 cm.	Internodien	4.
	(826 g) bis	27. X.	„	17,8 „	„	6.
Ast 5a.	Unbelastet vom	5. V.	„	9,1 „	„	5.
	bis	27. X.	„	25,1 „	„	6.

Der unbelastete Ast liess im Vergleich zum belasteten eine deutliche Vergrösserung des Gesammtquerschnittes sowie des Bast- und Holztheiles erkennen.

Baum B.

Ast 1.	Belastet vom	15. V.	Länge:	13,3 cm.	Internodien	4.
	(818 g) bis	5. X.	„	21,0 „	„	7.
Ast 1a.	Unbelastet vom	15. V.	„	15 „	„	4.
	bis	5. X.	„	23,8 „	„	9.

1 und 1a zeigten etwa gleichen Gesammtquerschnitt, doch war bei 1a der Holzkörper stärker entwickelt, der Markraum kleiner als bei 1.

Ast 2.	Belastet vom	15. V.	Länge:	16,2 cm.	Internodien	5.
	(811 g) bis	5. X.	„	51,8 „	„	10.

Ast 2a.	Unbelastet vom 15. V.	Länge	15,3 cm.	Internodien	6.
	bis 5. X.	„	53,9 „	„	11.

Dazu ein Johannistrieb von 11 cm Länge mit 4 Internodien.

2 und 2a boten dasselbe Bild wie 1 und 1a. Ast 3 und 3a gingen Mitte August zu Grunde und konnten zu der Untersuchung nicht verwendet werden.

Ast 4.	Belastet vom	15. V.	Länge:	12,7 cm.	Internodien	4.
	(821 g) bis	5. X.	„	38,0 „	„	8.
Ast 4a.	Unbelastet vom	15. V.	„	14,1 „	„	5.
	bis	5. X.	„	46,5 „	„	9.

Der belastete Ast zeigt eine bei weitem stärkere Entwickelung als der unbelastete, er ist gedrungen und der Durchmesser an Spitze, Mitte und Basis ein erheblich grösserer als bei 4a. Dementsprechend sind auch Holzkörper und Bastbündel kräftiger entwickelt.

Soweit die einfache Betrachtung der Querschnitte ergab, war von einer Hypertrophie der belasteten Zweige nicht die Rede, im Gegentheil, die unbelasteten Zweige zeigten in 8 Fällen dreimal eine sehr beträchtlich stärkere Entwickelung und Ausbildung als die belasteten Aeste.

Zweimal fanden wir eine geringe, aber deutlich wahrnehmbare Vergrösserung des unbelasteten Zweiges. Zweimal lässt sich ein Unterschied nicht erkennen und einmal nur überwiegt die Ausbildung des belasteten Astes die des unbelasteten Vergleichsastes. Die mit Phloroglucin-Salzsäure behandelten Querschnitte aus vier verschiedenen Theilen der Aeste liessen trotz eingehender Prüfung Unterschiede nicht erkennen. Die Farbreaction trat bei gleich dicken Schnitten zur selben Zeit und in derselben Intensität auf.

Um das Verhältniss des Gesammtquerschnitts zwischen den Bastbündeln und dem Holzkörper bei den belasteten und den unbelasteten Zweigen zahlenmässig zum Ausdruck bringen zu können, wurden von einigen der untersuchten Aeste mit der Zeiss'schen Zeichencamera eine Reihe von Querschnittsbildern entworfen und die Bastbündel sowie der Holzkörper vermittelst der Ambronn'schen[1]) Ausschnitt-Methode gemessen.

Das hierzu gewählte Papier war starkes Zeichenpapier, von möglichst demselben Gewicht. Da sich aber stets gewisse Differenzen

1) Vergl. Ambronn, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XII, p. 521 (1881), ferner A. J. Pieters, The Influence of Fruit-bearing on the Development of mechanical Tissue in some fruit trees. Annals of Botany, 10. Bd., 1897.

im Gewicht der einzelnen Blätter zeigten, waren vor dem Ausschneiden jeweils vergleichende Wägungen erforderlich, vermittelst derer ich diese Fehlerquelle zu eliminiren bemüht war. Ein anderer Uebelstand war der, dass sich bei den äusserst zahlreichen und oftmals sehr mühsamen Ausschnitt-Arbeiten kleine Ungenauigkeiten niemals vermeiden liessen, es können deshalb die im folgenden wiedergegebenen Resultate nur als Annäherungswerthe betrachtet werden.

Fagus silvatica Baum A.

Zeiss IVa, Obj. A, Oc. 2, Tubus-Länge 160.
Querschnitte von der Spitze zur Basis.

Gesammtquerschnitt		Holz		Bast	
Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet
		Ast 1 und 1a.			
3,695 g	5,026 g	1,235 g	1,944 g	0,547 g	0,544 g
7,765 „	10,053 „	2,844 „	4,156 „	1,088 „	1,048 „
9,612 „	12,490 „	3,458 „	4,897 „	1,382 „	1,327 „
14,950 „	14,692 „	5,853 „	6,078 „	1,551 „	1,630 „
		Ast 2 und 2a.			
4,126 g	5,702 g	1,080 g	2,420 g	0,429 g	0,558 g
6,134 „	10,724 „	2,257 „	4,774 „	0,722 „	1,162 „
9,742 „	13,921 „	3,715 „	5,443 „	1,148 „	1,131 „
18,511 „	14,891 „	6,059 „	7,840 „	1,352 „	2,039 „
		Ast 3 und 3a.			
3,434 g	10,109 g	2,063 g	4,514 g	0,412 g	0,721 g
8,867 „	17,917 „	3,326 „	7,473 „	0,837 „	1,475 „
10,130 „	17,064 „	3,866 „	7,300 „	1,193 „	1,712 „
15,800 „	26,222 „	6,004 „	11,534 „	1,183 „	1,715 „
		Ast 4 und 4a.			
2,088 g	2,101 g	0,387 g	0,619 g	0,308 g	0,309 g
3,351 „	3,763 „	0,773 „	0,876 „	0,466 „	0,559 „
5,349 „	4,512 „	1,134 „	1,134 „	0,492 „	0,576 „
7,064 „	6,084 „	1,295 „	1,294 „	0,558 „	0,578 „

Fagus silvatica Baum B.

Gesammtquerschnitt		Holz		Bast	
Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet
		Ast 2 und 2a.			
10,415 g	8,869 g	2,748 g	1,830 g	0,995 g	0,919 g
10,260 „	10,866 „	4,240 „	2,630 „	1,293 „	1,007 „
20,804 „	13,715 „	9,208 „	4,170 „	2.176 „	2,163 „
		Ast 4 und 4a.			
8,507 g	4,408 g	2,088 g	0,928 g	0,822 g	0,125 g
12,194 „	7,244 „	3,326 „	1,934 „	0,764 „	0,106 „

Fassen wir die obigen Ergebnisse der Wägungen zusammen und berechnen aus den vorliegenden Zahlen das Verhältniss von Holztheil und Bastring zum Gesammtquerschnitt, so erhalten wir:

Bei Ast 1 (Baum A).

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,6}\\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{7,8}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Bei Ast 1a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,4}\\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{8,0}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Bei Ast 2.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,8}\\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{10,5}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Bei Ast 2a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,2}\\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{8,7}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Bei Ast 1 und 2 sind die Differenzen zu gering und zu unconstant, um zu irgend welchen Folgerungen verwendet zu werden.

Bei Ast 3.

Das Gewicht $\left\{ \begin{array}{l} \text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,5} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{10,5} \end{array} \right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Bei Ast 3a.

Das Gewicht $\left\{ \begin{array}{l} \text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,3} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{12,6} \end{array} \right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Während die Zahlen der dritten Reihe sich nicht verwerthen lassen, könnte man geneigt sein, auf Grund der folgenden Zahlenwerthe dem mechanischen Gewebe des unbelasteten Astes eine stärkere Ausbildung zuzuschreiben.

Wir finden nämlich bei:

Ast 4.

Das Gewicht $\left\{ \begin{array}{l} \text{des Holzkörpers} = \frac{1}{4,9} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{9,7} \end{array} \right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 4a.

Das Gewicht $\left\{ \begin{array}{l} \text{des Holzkörpers} = \frac{1}{4,1} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{8,1} \end{array} \right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Baum B.

Hier zeigt uns

Ast 2.

Das Gewicht $\left\{ \begin{array}{l} \text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,6} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{9,3} \end{array} \right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 2a.

Das Gewicht $\left\{ \begin{array}{l} \text{des Holzkörpers} = \frac{1}{5,4} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{8,1} \end{array} \right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Die wesentliche Verstärkung des Holztheils bei 2 im Vergleich mit 2a wird zum Theil wieder ausgeglichen durch eine Zunahme des Bastringes bei 2a.

Als einziges Beispiel für eine ausgesprochene Verstärkung der Bastelemente bei einem belasteten Ast könnte man die folgende Reihe anführen.

Wir finden nämlich bei

Ast 4.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,8} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{13,8}\end{array}\right\}$ $\begin{array}{l}\text{des Gewichtes} \\ \text{des Gesammtquerschnittes.}\end{array}$

Ast 4a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{4,0} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{50,4}\end{array}\right\}$ $\begin{array}{l}\text{des Gewichtes} \\ \text{des Gesammtquerschnittes.}\end{array}$

Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass wir die aussergewöhnlich geringe Entwicklung des Bastkörpers bei Ast 4a, wie sie sich in der Zahl $\frac{1}{50,4}$ des Gesammtquerschnittes ausdrückt, nicht als normal auffassen dürfen. Aus diesem Grunde muss auf einen, zu einem bestimmten Schlusse führenden Vergleich verzichtet werden.

Soweit die obigen Resultate erkennen lassen, ist bei den belasteten und unbelasteten Aesten von *Fagus silvatica* var. *pendula* von einer nennenswerthen Differenz der Holzkörper und Bastringe — als Ganzes genommen — nicht die Rede.

Welches Verhalten zeigen uns nun die einzelnen Zellelemente der belasteten und unbelasteten Exemplare. Dies zu untersuchen wurde eine Reihe von möglichst zarten Querschnitten des Holzkörpers bei starker Vergrösserung (Zeiss Stativ IVa, $^1/_{12}$ Oel. Immers., Ocular IV) mit Hilfe der Zeichencamera wiedergegeben. Wie schon oben erwähnt, liessen die Anordnung der Gefässe und Markstrahlen, die Vertheilung der Holzelemente beim blossen Anblick keine Verschiedenheiten erkennen. Ich versuchte deshalb vermittelst der Ambronn'schen Ausschnitt-Methode festzustellen, ob in der Wanddicke der Zellen bei belasteten und unbelasteten Objecten Unterschiede beständen.

Das Verfahren bot jedoch in diesem Falle besondere Schwierigkeiten. Einmal war es ausserordentlich schwer, beim Schneiden aus der Hand möglichst gleichwertige, senkrecht zur Längsrichtung der Holzelemente gerichtete Schnitte von gleichem Durchmesser zu erhalten. Sodann war zur Erhaltung brauchbarer Zeichnungen ein

Tinctionsverfahren nicht zu umgehen, was eine gewisse Quellung der Wände zur Folge hatte. Allerdings trat dieser Fehler jeweils in jedem der zu vergleichenden Präparate auf und konnte somit vernachlässigt werden.

Schliesslich war es nicht leicht, entsprechende und zum Vergleiche brauchbare Partien des Holzkörpers aufzufinden. Ich versuchte dies auf folgende Weise zu erreichen.

Aus der Zeichnung eines jeden Gesichtsfeldes wurden die zwischen Gefässen und Markstrahlen liegenden Holzzellen-Complexe vermittelst eines Ringeisens von 5 cm Durchmesser ausgestanzt, die Zahl der Holzzellen bestimmt und die Lumina ausgeschnitten. Der übrigbleibende Papierrest stellte den Holzkörper dar und wurde gewogen. Es ergab das Gewicht des Holzkörpers bei

Baum A.

Ausschnittreste von je 30 Papierkreisen .	von Ast 1 = 1,211 g
	von Ast 1a = 1,161 g
Ausschnittreste von je 15 Papierkreisen .	von Ast 2 = 1,183 g
	von Ast 2a = 1,230 g

Baum B.

Ausschnitte von je 10 Papierkreisen . . .	von Ast 2 = 1,021 g
	von Ast 2a = 1,100 g
Ausschnitte von je 15 Papierkreisen . . .	von Ast 4 = 1,024 g
	von Ast 4a = 1,050 g

Ob nach den vorliegenden Zahlen auf eine Verminderung der Wanddicke der Holzzellen, wie sie Pieters bei fruchttragenden Zweigen von Pfirsich, Birne, Apfel und Pflaume gefunden hat, geschlossen werden darf, wage ich ebenso wenig zu entscheiden, wie das Vorhandensein einer stärkeren Ausbildung der Zellwände, wie man sie auf Grund der gesteigerten Inanspruchnahme zu finden hätte erwarten dürfen. Dagegen scheint eine Vermehrung der Holzzellen bei den belasteten Zweigen (Pieters) vorzuliegen. Die einzelnen Papierkreise enthielten nämlich bei Bildern der belasteten Zweige im Durchschnitt 25,2, bei denjenigen der unbelasteten Aeste 23,8 Holzzellen.

Was die Anordnung, Zahl und Ausbildung der Bastzellen und Sclereïden betrifft, so ist von einer erkennbaren Verschiedenheit der einzelnen Elemente nicht die Rede, auch die Art und Weise der „Verzahnung“ der in die Markstrahlen des Holzkörpers hineinragenden

Steinzellenkeile ist bei den unbelasteten Aesten genau dieselbe wie bei den belasteten. Ebensowenig finden wir bei ersteren eine zahlreichere Ausbildung der Steinzellen, oder gar ein Vorkommen derselben in der Rinde.

Zum Schlusse möchte ich noch die Resultate einer Reihe von Holzzellenmessungen anführen, die in der früher angegebenen Weise ausgeführt wurden.

Es ergaben 1100 Messungen

bei belasteten Zweigen	= 29,526	als Durchschnittswerthe,
bei der gleichen Zahl von Messungen		bei Zeiss IV Ocul. Mikro-
bei unbelasteten Zweigen	= 33,224	meter 2 Obj. A.

Wir wenden uns jetzt zu den Versuchen, die mit zwei Exemplaren von *Sorbus aucuparia* var. *pendula* angestellt wurden.

Die Belastung der einzelnen Zweige begann am 18. Mai und wurde in derselben Weise ausgeführt wie bei *Fagus silvatica*.

Die Anfangsbelastung begann mit 150 g und wurde bis zum Herbst langsam bis auf rund 1000 g gesteigert.

II. Versuchsreihe.

Sorbus aucuparia var. *pendula*.

Baum A.

Ast 1.	Belastet vom 18. V.	Länge:	21,2 cm.	Internodien	3.
	(961 g) bis 24. IX.	„	38,2 „	„	4.
Ast 1a.	Unbelastet vom 18. V.	„	18,3 „	„	4.
	bis 24. IX.	„	45,0 „	„	5.
Ast 2.	Belastet vom 18. V.	„	15,3 „	„	3.
	(921 g) bis 24. IX.	„	34,9 „	„	5.
Ast 2a.	Unbelastet vom 18. V.	„	17,4 „	„	3.
	bis 24. IX.	„	43,5 „	„	6.
Ast 3.	Belastet vom 18. V.	„	13,1 „	„	3.
	(953 g) bis 24. IX.	„	21,6 „	„	5.
Ast 3a.	Unbelastet vom 18. V.	„	15,1 „	„	3.
	bis 24. IX.	„	24,7 „	„	4.
Ast 4.	Belastet vom 18. V.	„	20,1 „	„	4.
	(996 g) bis 24. IX.	„	37,2 „	„	5.
Ast 4a.	Unbelastet vom 18. V.	„	21,2 „	„	4.
	bis 24. IX.	„	31,1 „	„	5.

Baum B.

Ast 1.	Belastet vom 18. V.	Länge:	22,0 cm.	Internodien	4.
	(971 g) bis 24. IX.	„	33,2 „	„	5.
Ast 1a.	Unbelastet vom 18. V.	„	21,1 „	„	4.
	bis 24. IX.	„	28,8 „	„	5.
Ast 2.	Belastet vom 18. V.	„	15,6 „	„	3.
	(981 g) bis 24. IX.	„	33,9 „	„	5.
Ast 2a.	Unbelastet vom 18. V.	„	16,2 „	„	3.
	bis 24. IX.	„	29,3 „	„	6.

Ast No. 5 von Baum A sowie Ast 3, 4, 5 von Baum B gingen im Laufe des Sommers ein und wurden nicht zur Untersuchung verwandt.

Die Betrachtung der Querschnitte liess ebensowenig irgend welche nennenswerthen Verschiedenheiten erkennen, wie dies bei einem Vergleich bei den belasteten und unbelasteten Aesten der Buche der Fall war.

Das Verhältniss des Gesammtquerschnittes zu Holzkörper und Bastring wurde wieder vermittelst der schon beschriebenen Ausschnitt-Methode festgestellt.

Sorbus aucuparia var. *pendula*.

Baum A.

Ob. A., Ocul. 2, Tubuslänge 160.

Querschnitte von der Spitze zur Basis.

Gesammtquerschnitt		Holz		Bast	
Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet

Gesammtquerschnitt		Holz		Bast	
Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet
		Ast 4 und 4a.			
7,916 g	6,988 g	2,035 g	1,798 g	0,380 g	0,500 g
11,027 „	8,640 „	2,541 „	2,894 „	0,621 „	0,427 „
14,461 „	11,637 „	4,973 „	4,460 „	0,629 „	0,580 „
		Baum B.			
		Ast 1 und 1a.			
5,767 g	6,890 g	1,377 g	2,959 g	0,289 g	0,292 g
8,694 „	9,396 „	2,668 „	3,078 „	0,437 „	0,390 „
10,584 g	11,772 „	3,289 „	4,374 „	0,485 „	0,490 „

Die Resultate der oben aufgeführten Zahlen in die Verhältnisswerthe umgerechnet ergeben:

bei Baum A.

Ast 1.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,1} \\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{20,2}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 1a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{4,6} \\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{21,8}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 2.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,4} \\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{25,6}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 2a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,8} \\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{21,2}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 3.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,8} \\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{23,1}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 3a.

$$\text{Das Gewicht}\begin{cases}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,2}\\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{21,9}\end{cases}\text{des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.}$$

Ast 4.

$$\text{Das Gewicht}\begin{cases}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,5}\\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{20,4}\end{cases}\text{des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.}$$

Ast 4a.

$$\text{Das Gewicht}\begin{cases}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,9}\\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{18,0}\end{cases}\text{des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.}$$

Baum B.

Ast 1.

$$\text{Das Gewicht}\begin{cases}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,4}\\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{20,6}\end{cases}\text{des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.}$$

Ast 1a.

$$\text{Das Gewicht}\begin{cases}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,7}\\ \text{des Basttheils} = \frac{1}{24,0}\end{cases}\text{des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.}$$

Auf Grund der hier wiedergegebenen Zahlenwerthe irgend welche Schlüsse auf die stärkere oder schwächere Ausbildung des Holz- oder Basttheils bei belasteten und unbelasteten Zweigen zu ziehen ist nicht angängig.

Wir können bei den hier untersuchten Objecten von *Sorbus aucuparia* ebenso wenig irgend welche bemerkenswerthe Unterschiede constatiren, wie bei *Fagus silvatica.*

Was die Untersuchungen über die Dickenverhältnisse der Holzzellenwände ergab, mag in folgendem angeführt werden. Der Holzkörper von *Sorbus aucuparia* var. *pendula* ist reich an Gefässen, die in gleichmässiger Anordnung über den Holzring vertheilt sind. Die Markstrahlen, zahlreich vorhanden, sind meist eine, selten zwei Zelllagen breit. Die Holzzellen zeigen in den Querschnittsbildern von belasteten und unbelasteten Zweigen in ihrer Wanddicke

keinen Unterschied, eine Thatsache, die auch durch folgende Tabellen bestätigt wird.

Die durch die oben beschriebene Ausschnittmethode erhaltenen Wägungszahlen ergaben bei

Baum A.:

Ausschnittreste von je 15 Papierkreisen .	von Ast 1 = 1,115 g
	von Ast 1a = 1,255 g
Ausschnittreste von je 15 Papierkreisen .	von Ast 4 = 1,525 g
	von Ast 4a = 1,504 g

Baum B.

Ausschnittreste von je 15 Papierkreisen .	von Ast 1 = 1,623 g
	von Ast 1a = 1,547 g

Die einzelnen Papierkreise (5 cm Durchmesser) enthielten im Durchschnitt bei den belasteten Objecten 33,2 bei den unbelasteten 33,5 Holzzellen.

Die Bastbündel sind in einzelnen Gruppen in der Zahl von 20—35 (je nach der Lage des Querschnittes) zusammenhanglos angeordnet. Sclereïden finden wir nicht. Weder in den Bildern der belasteten noch in denen der unbelasteten Zweige.

Die Resultate der Holzzellenlängen-Messungen je 1200 Messungen

bei belasteten Zweigen = 32,672	als Durchschnittswerthe, bei Zeiss IVa, Ocul. Mikrometer 2, Obj. A. Tub. 160.
bei unbelasteten Zweigen = 33,745	

Es folgen die Daten der

III. Versuchsreihe.

Fraxinus excelsior var. *pendula*. 2 Exemplare. Beginn der Versuche am 26. Mai. Die Anfangsbelastung der einzelnen Zweige betrug 200 g. Sie wurde bis Ende September gesteigert auf rund 1200 g.

Baum A.

Ast 1.	Belastet vom 26. V.	Länge: 28,4 cm.	Internodien	5.
	(1100 g) bis 7. X.	„ 65,6 „	„	6.
Ast 1a.	Unbelastet vom 26. V.	„ 30,0 „	„	4.
	bis 7. X.	„ 61,1 „	„	7.

Ast 2.	Belastet vom	26. V.	Länge:	8,0	cm.	Internodien	3.
	(1100 g) bis	7. X.	„	10,9	„	„	3.
Ast 2a.	Unbelastet vom	26. V.	„	11,0	„	„	3.
	bis	7. X.	„	15,0	„	„	4.
Ast 4.	Belastet vom	26. V.	„	21,2	„	„	3.
	(1205 g) bis	7. X.	„	29,3	„	„	5.
Ast 4a.	Unbelastet vom	26. V.	„	22,0	„	„	4.
	bis	7. X.	„	34,1	„	„	5.
Ast 5.	Belastet vom	26. V.	„	12,3	„	„	5.
	(1110 g) bis	7. X.	„	16,9	„	„	5.
Ast 5a.	Unbelastet vom	26. V.	„	10,8	„	„	5.
	bis	7. X.	„	13,2	„	„	5.

Ast 3 riss Ende Juli.

Baum B.

Ast 1.	Belastet vom	26. V.	Länge:	8,1	cm.	Internodien	3.
	(1250 g) bis	7. X.	„	11,7	„	„	4.
Ast 1a.	Unbelastet vom	26. V.	„	9,0	„	„	4.
	bis	7. X.	„	14,0	„	„	4.
Ast 5.	Belastet vom	26. V.	„	33,0	„	„	5.
	(1008 g) bis	7. X.	„	60,6	„	„	6.
Ast 5a.	Unbelastet vom	26. V.	„	41,0	„	„	4.
	bis	7. X.	„	86,2	„	„	6.

Ast 2, 3 und 4 rissen Ende Juli.

Eine grosse Reihe von Querschnitten, die an den entsprechend gewählten Stellen belasteter und unbelasteter Zweige hergestellt wurden, ergab in der Gesammtanordnung der verschiedenen Elemente keine Verschiedenheiten von irgend welcher Bedeutung.

Die Resultate der Ausschnittsmessungen hier anzuführen möchte ich unterlassen; die Zahlen sind ebenso wenig zu irgend welchen Forderungen bezüglich des Verhältnisses vom Gesammtquerschnitt zu Holzkörper und Bastring zu verwerthen, wie die von *Fagus silvatica* und *Sorbus aucuparia*.

Mit besonderer Aufmerksamkeit verglich ich den Bau des Bastringes, die Anordnung seiner Elemente und die Reichhaltigkeit seiner Sclereïden. Wie schon eingangs erwähnt, fand ich bei sämmtlichen Querschnitten an unbelasteten Aesten zwischen den einzelnen Bastbündeln die typischen Sclereïdenzellen, wie sie uns besonders von den Bildern der aufrechten Form von *Fraxinus*

excelsior bekannt sind, bald reich an Zahl, bald wieder spärlicher auftretend.

Eine Vermehrung dieser Zellen bei den belasteten Zweigen, im Sinne einer Verstärkung des mechanischen Systems, hatte nach den von mir vorgenommenen Zählungen nicht stattgefunden. Ebensowenig konnte ich constatiren, dass durch die Anordnung der Sclereïden der Bastring zu einem fest geschlossenen Ganzen wurde, vielmehr waren bei sämmtlichen von mir untersuchten Zweigen die Steinzellen gruppenweise den Bastbündeln angelagert, ohne eine Verbindung dieser herbeizuführen, einerlei ob das Präparat eines belasteten oder unbelasteten Astes vorlag. Andererseits freilich begegnen wir Bildern, bei welchen durch Sclereïden-Gruppen zwei oder drei Bastbündel mit einander verbunden werden.

Der Bau des Holzkörpers und die Wanddicken seiner einzelnen Elemente, speziell der Holzzellen, wurden in der bisherigen Methode analysirt.

Die Wägungen ergaben bei

Baum A.

Ausschnittreste von je 20 Papierkreisen .	von Ast 1	= 1,042 g
	von Ast 1a	= 0,972 g
Ausschnittreste von je 15 Papierkreisen .	von Ast 2	= 1,001 g
	von Ast 2a	= 1,039 g

Baum B.

Ausschnittreste von je 20 Papierkreisen .	von Ast 5	= 1,077 g
	von Ast 5a	= 9,87 g

Die einzelnen Papierkreise (5 cm Durchmesser) zählten durchschnittlich bei den belasteten Objecten 26,4, bei den unbelasteten 26,2 Holzzellen.

Auch hier also ein negatives Resultat für die Beantwortung der Frage: reagirt das mechanische System der im Wachsthum befindlichen Triebe unserer Trauervarietäten durch eine der Grösse der Zugkraft proportionale Verstärkung von Holz- und Bastkörper, sowohl im einzelnen wie in der Gesammtanlage?

Die Längendifferenz der Holzzellen bei den belasteten und unbelasteten Aesten erwies sich als gering. Wir fanden bei 1200 Messungen:

bei den belasteten Objecten	27,526	als Durchschnittslänge der Holzzellen. (Zeiss IV a. Ocul. Microm. 2, Obj. A.)
bei den unbelasteten Objecten	28,065	

bei der gleichen Zahl von Messungen.

IV. Versuchsreihe.

Corylus Avellana var. *pendula*. 1 Exemplar.

Die Versuchsanordnung hatte hier leider mit einigen Schwierigkeiten zu kämpfen, was ich um so mehr bedauern muss, als gerade *Corylus* gewisse positive Resultate ergab.

Einmal kam es vor, dass die allmählich steigende Belastung für die jungen Triebe zu schwer wurde, und dass mehrere Aeste bei stürmischem Wetter abrissen. Ferner mussten wegen baulicher Veränderung im Garten die Versuche am 5. September abgebrochen werden.

Die Belastung begann Ende Mai und Anfang Juni mit 100 g und wurde bis Anfang September bis auf etwa 650 g gesteigert.

Ast 1.	Belastet vom	6. IV.	Länge:	16,2 cm.	Internodien	4.
	(641 g) bis	5. IX.	„	20,4 „	„	4.
Ast 1a.	Unbelastet vom	18. V.	„	13,1 „	„	4.
	bis	5. IX.	„	26,2 „	„	5.
Ast 2.	Belastet vom	28. V.	„	12,6 „	„	4.
	(681 g) bis	5. IX.	„	18,4 „	„	4.
Ast 2a.	Unbelastet vom	28. V.	„	14,5 „	„	4.
	bis	5. IX.	„	21,1 „	„	4.
Ast 4.	Belastet vom	20. V.	„	21,8 „	„	4.
	(652 g) bis	5. IX.	„	29,2 „	„	5.
Ast 4a.	Unbelastet vom	20. V.	„	18,6 „	„	4.
	bis	5. IX.	„	34,5 „	„	6.
Ast 7.	Belastet vom	10. VI.	„	6,8 „	„	4.
	(684 g) bis	5. IX.	„	12,1 „	„	4.
Ast 7a.	Unbelastet vom	21. V.	„	7,2 „	„	3.
	bis	5. IX.	„	11,4 „	„	4.

Auf die genauere Beschreibung der Querschnittbilder werde ich weiter unten zu sprechen kommen, ich lasse hier die Daten der vergleichenden Wägungen folgen.

Corylus Avellana (Zeiss IVa, Obj. A., Oc. 2, Tub. 160).
Querschnitte von der Spitze zur Basis.

Gesammtquerschnitt		Holz		Bast	
Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet	Belastet	Unbelastet
		Ast 1 und 1a.			
10,519 g	4,806 g	2,754 g	0,680 g	0,174 g	0,065 g
11,944 „	10,772 „	2,160 „	3,640 „	0,204 „	0,142 „
13,932 „	12,573 „	4,180 „	3,629 „	0,191 „	0,166 „
		Ast 2 und 2a.			
7,214 g	11,752 g	1,458 g	1,534 g	0,148 g	0,083 g
10,152 „	10,871 „	3,046 „	3,889 „	0,183 „	0,169 „
11,432 „	10,098 „	2,981 „	3,542 „	0,204 „	0,171 „
		Ast 4 und 4a.			
12,349 g	5,852 g	4,357 g	1,572 g	0,216 g	0,075 g
20,881 „	15,880 „	6,522 „	4,924 „	0,281 „	0,153 „
		Ast 7 und 7a.			
6,264 g	5,108 g	1,210 g	0,832 g	0,117 g	0,099 g
9,218 „	9,612 „	2,624 „	2,246 „	0,212 „	0,185 „
16,772 „	13,370 „	7,041 „	3,391 „	0,121 „	0,137 „
17,507 „	15,770 „	7,030 „	3,618 „	0,216 „	0,146 „

Hieraus ergiebt sich für die einzelnen Fälle als Verhältniss des Holzkörpers und Bastringes zum Gesammtquerschnitt:

Ast 1.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{4,0} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{63,9}\end{array}\right\}$ $\begin{array}{l}\text{des Gewichtes} \\ \text{des Gesammtquerschnittes.}\end{array}$

Ast 1a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,5} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{75,2}\end{array}\right\}$ $\begin{array}{l}\text{des Gewichtes} \\ \text{des Gesammtquerschnittes.}\end{array}$

Ast 2.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,8} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{53,7}\end{array}\right\}$ $\begin{array}{l}\text{des Gewichtes} \\ \text{des Gesammtquerschnittes.}\end{array}$

Ast 2a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,6} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{77,3}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 4.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,0} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{66,8}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 4a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{3,3} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{95,3}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 7.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{2,6} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{43,0}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Ast 7a.

Das Gewicht $\left\{\begin{array}{l}\text{des Holzkörpers} = \frac{1}{64,6} \\ \text{des Bastringes} = \frac{1}{77,3}\end{array}\right\}$ des Gewichtes des Gesammtquerschnittes.

Diese zweifellos deutlich ausgesprochene Vermehrung der Bastmassen bei den belasteten Objecten dürfen wir wohl mit Recht auf die gesteigerte mechanische Inanspruchnahme zurückführen.

Betrachten wir die Structur des Hartbastes, so finden wir einmal grosse Complexe von Stereïden — echten Bastzellen — durch kleinere Gruppen von Sclereïden — Steinzellen — tangential unter einander verbunden. Die Verstärkungen des Bastringes bei den belasteten Objecten ist nach meinen Beobachtungen lediglich einer Vermehrung der Bastzellen — der Stereïden — zuzuschreiben, eine Vergrösserung der einzelnen Bastelemente konnte ich nicht constatiren, auch ergaben die ausgeführten Untersuchungen mit der Ausschnitt- und Wägungsmethode keine Differenzen, weder was die Wanddicke noch was den Durchmesser der einzelnen Bastzellen betrifft.

Es handelt sich also im vorliegenden Fall lediglich um eine Hyperplasie der Bastelemente und nicht um eine Hypertrophie.

Verschiedenheiten im Bau des Holzkörpers konnte ich nicht nachweisen. Die Phloroglucin-Salzsäure-Reaction trat bei den Präparaten von belasteten wie unbelasteten Objecten zur gleichen Zeit und mit derselben Intensität auf, ein Verhalten, wie wir es auch bei *Sorbus* und *Fraxinus* fanden. Die Holzzellenzahl schien in beiden Fällen dieselbe zu sein, die Wanddicke die gleiche, ebensowenig zeigte die Anordnung der Gefässe und Markstrahlen irgend welche in Betracht kommende Verschiedenheiten. Desgleichen finden wir im Bau der Rinde zwischen den belasteten und unbelasteten keine constanten und wesentlichen Unterschiede.

Ich unterlasse es, die Tabellen zur Bestimmung der Holzzellen-Wanddicke hier anzuführen, doch möchte ich zum Schlusse die Ergebnisse der Holzzellen-Messungen wiedergeben.

Es ergaben je 800 Messungen (Zeiss IVa, Oc. Mkrm. 2, Obj. A, Tub. 160):

bei den belasteten Objecten = 28,912 } je als Durchschnittslänge
bei den unbelasteten Objecten = 30,253 } der Holzzellen.

Schliesslich wählte ich als Versuchsobject zwei Bäume von *Ulmus montana* und leitete die Belastungen ein Ende Mai. Je vier junge Triebe mit einer durchschnittlichen Länge von 8,5 cm wurden mit einem Anfangsgewicht von 150 g belastet und wuchsen zunächst, ohne irgend welche Störungen erkennen zu lassen, im schattigen Innern der natürlichen Laube.

Nach einigen Wochen aber verloren die einzelnen Sprosse ihre Blätter und am 16. Juli musste ich den letzten der Zweige abnehmen.

Ich verzichte darauf, auf die ergebnisslosen Untersuchungen dieser Zweige einzugehen, und möchte nur bemerken, dass auch in den von mir untersuchten Fällen die Holzzellenlänge der belasteten Objecte gegen die der unbelasteten Form zurückstand, und zwar sind die Resultate bei je 1100 Messungen 24,093 zu 24,981. Soweit die Resultate der anatomischen Untersuchungen.

Ich möchte noch bemerken, dass die bei *Fagus* und *Fraxinus* angestellten Versuche, die Tragfähigkeit der belasteten und unbelasteten Zweige durch Feststellung der Zerreissungsgrenze zu bestimmen, zu keinem verwerthbaren Resultat führten.

Diese Versuche bei *Sorbus* und *Corylus* anzustellen war mir leider nicht möglich, da die Zweige dieser Bäume in meiner Abwesenheit abgenommen werden mussten.

Betrachten wir die vorliegenden Ergebnisse, speciell die der Belastungsversuche, so können wir als positives Ergebniss eine Verkürzung der Holzzellen bei sämmtlichen der Belastung unterworfenen Zweigen constatiren.

Eine Verstärkung der Holzzellen, die wir in einer Verdickung der Wand hätten erblicken können, fanden wir nicht, auch ergaben sich keine Unterschiede im Gesammtaufbau des Holzkörpers, in der relativen Dicke und Mächtigkeit desselben zum Gesammtquerschnitt, in der Anordnung der Gefässe und Markstrahlen und in der Zahl der Holzzellen; ebenso wenig liess die Holzreaction mit Phloroglucin-Salzsäure einen Unterschied zwischen belasteten und unbelasteten Objecten erkennen.

Dasselbe gilt für die Vergleiche der einzelnen Bastbündel. Mit Ausnahme eines Falles ist weder eine Hypertrophie noch eine Hyperplasie der einzelnen Elemente des Hartbastes durch die angewandte Untersuchungsmethode nachzuweisen gewesen.

Corylus Avellana war das einzige Beispiel einer durch die Belastung erzeugten Verstärkung des Bastringes, die, wie wir oben sahen, auf einer Vermehrung der Stereïden, einer Hyperplasie der Bastelemente, beruhte. Die Sclereïden fanden wir bei belasteten wie unbelasteten Zweigen bei *Fraxinus*, *Fagus*, *Corylus* in der gleichen Weise ausgebildet, ein Beweis, dass wir eine mechanische Bedeutung dieser Zellen, wenigstens der Zugfestigkeit gegenüber, in Abrede stellen müssen. Die Structur der Rinde, die Ausbildung des Collenchyms in derselben zeigte keine wesentlichen Unterschiede. Wir kommen so zu dem Schlusse, dass eine Belastung von der angegebenen Grösse und 4—5 monatlicher Dauer bei den einjährigen Trieben der erwähnten Trauerbäume eine Veränderung, besonders eine Verstärkung des Holzkörpers nicht zur Folge hat. Dass wir in dem überall eingetretenen Zurückbleiben der Holzzellen in ihrem Längenwachsthum eine wachsthumhemmende Wirkung der Belastung erblicken müssen, ist wohl ohne Zweifel. Um diese Retardirung auch äusserlich wahrnehmen zu können, dazu waren die Versuche im Freien nicht geeignet, auch ist die Schwankung der einzelnen Internodien-Längen bei einem Baum schon so gross, dass nur eine ausserordentlich grosse Zahl von vergleichenden Messungen darüber hätte Aufschluss geben können; doch lagen Untersuchungen dieser Art nicht im Rahmen meiner Arbeit. Im übrigen verweise ich auf die diesbezüglichen Untersuchungen von Sachs, Pfeffer, Baranetzky,

H. de Vries, Wiesner, Scholz, Frank Schwarz, Hegler und anderen. Ob auf der Verkürzung der Holzzellen zugleich eine Verstärkung des Holzkörpers beruht, ist schwer zu entscheiden; in gewissem Sinne ist ein aus kürzeren Elementen sich aufbauender Körper für seitliche Verschiebung fester gebaut, andererseits muss man aber annehmen, dass nach den bekannten Nördlinger'schen Zerreissungsversuchen eine Verkürzung der Elemente nicht im Sinne einer Verstärkung aufzufassen sei. Wie weit qualitativ-individuelle Verschiedenheiten in dem Aufbau der einzelnen Holzzellen eine Verstärkung für mechanische Inanspruchnahme herbeizuführen vermögen, entzog sich der Beobachtung.

Den vorliegenden Resultaten scheinen die Untersuchungen Baranetzky's über das ungleichmässige Längenwachsthum der secundären Holzelemente zu widersprechen. Baranetzky führt in der früher citirten Arbeit an, dass sich die Verlängerung der Holzzellen auf der morphologischen Oberseite horizontal wachsender Zweige durch eine mechanische Dehnung der Holzelemente, hervorgerufen durch das Eigengewicht des Astes, erklären lasse; will man nun diese Dehnung wirklich als Ursache der Zellenverlängerung ansprechen, so könnte man vielleicht der wachsthumfördernden Wirkung einer normalen Belastung die wachsthumhemmende Wirkung einer abnormalen Belastung, wie sie sich in der Holzzellenverkürzung bei meinen Untersuchungen zu erkennen giebt, gegenüberstellen.

In wie weit die Zellenlängen bei aufrechten und inversgezogenen Keimlingen Unterschiede erkennen lassen, vermag ich bis jetzt noch nicht zu entscheiden, die Versuche sind hierüber noch nicht abgeschlossen, vorläufig möchte ich nur bemerken, dass invers gezogene epikotyle Glieder von *Ricinus*, gegenüber den unter denselben Bedingungen aufrecht wachsenden, bei etwa gleicher Länge, ein oft doppelt so grosses Volumen erreichen. Querschnitte zeigen uns, dass die Ausbildung des Markcylinders die Grössenzunahme bewirkt. Ueber weitere Veränderungen, namentlich im Bau der Gefässbündel, hoffe ich später berichten zu können, Differenzen in der Zellenlänge, sei es im Cribral- oder im Vasaltheil, konnte ich bis jetzt nicht constatiren.

Um noch einmal auf die Frage zurückzukommen, worin der Grund dieser Reactionslosigkeit der im Wachsthum befindlichen Triebe der untersuchten Trauervarietäten dem Zug-Reiz gegenüber zu suchen ist, möchte ich folgendes bemerken. Vielleicht müssen wir annehmen, dass die Festigung der mechanischen Ge-

webe bei *Fagus*, *Fraxinus*, *Sorbus* an sich schon eine so ausserordentliche Zunahme erfährt, dass die angewandten Belastungen die Reizschwelle, hinter welcher die Vermehrung und Verstärkung der mechanischen Elemente einsetzt, überhaupt nicht erreichten. Wenn wir bedenken, dass bei *Fagus* bei Beginn der Belastungsversuche die Zerreissungsgrenze lag bei etwa 300 g, bei *Sorbus* bei 380 g und bei *Fraxinus* bei 410 g, dass die Tragfähigkeit dieser Zweige im Laufe der Sommermonate aber über das etwa 200fache gestiegen war, so fehlt den angewandten Belastungsgrössen eine dem zunehmenden Tragvermögen proportionale Steigerung.

Nur bei *Corylus Avellana*, dessen Bastbündel durch die oben beschriebene Hyperplasie auf die Belastung antworteten, wurde somit die Reizschwelle überschritten, was sich auch aus der Thatsache erklären lässt, dass die Zerreissungsgrenze bei einjährigen Aesten von *Corylus* viel tiefer liegt als bei den anderen untersuchten Trauervarietäten. Die Belastung aber noch mehr zu steigern, sie gar proportional dem steigenden Tragvermögen auf die Zweige einwirken zu lassen, dürfte seine grossen Schwierigkeiten haben. Ob sich bei einer Vermehrung der Belastung auf etwa 10—20 kg Hypertrophien und Hyperplasien der Bastzellen und der Elemente des Holzkörpers zeigen würden, wäre möglich, aber nicht ohne weiteres positiv zu beantworten. Ebenso wenig die Frage, ob in Folge solch gesteigerter Inanspruchnahme auf Zugfestigkeit die Elemente des Bastes, Stereïden oder Sclereïden, an Stellen zur Ausbildung kämen, die unter normalen Verhältnissen solche, mechanischen Zwecken dienende Elemente, nicht zu erzeugen vermögen. Zur Beantwortung dieser Frage beabsichtige ich auf Grund der gewonnenen Erfahrungen die Belastungsversuche fortzusetzen. Dass Neubildungen im pflanzlichen Organismus aber vorkommen, dafür sprechen einmal die Beobachtungen von Küster, nach welchen manche Gallenreize dem Plasma neue Formbildungsfähigkeit verleihen, sodann aber vor allem die schon eingangs erwähnten Untersuchungen Vöchting's zur Physiologie der Knollengewächse. Bei *Oxalis crassicaulis* z. B. fand Vöchting im anatomischen Bild der in den Grundstock der Pflanze eingeschalteten Knolle Elemente, die in der normalen Knolle niemals vorkommen, so z. B. echte Holzzellen und Holzparenchymzellen; ferner findet bei derselben Pflanze bei einem Ersatz der Stengelknolle durch das Blatt, entsprechend dem vicarirenden Eintreten des letzteren für die Stengelknolle, ebenfalls eine

weitgehende Metamorphose, freilich in anderem Sinne statt. Auch die Kartoffelknolle ist im Stande, unter gewissen Bedingungen neue, ihr sonst nicht zukommende Elemente, nämlich mechanische Zellen, zu bilden.

Wenn nun diese Compensationsvorgänge mit den an manchen Organen des Thierkörpers vorkommenden compensatorischen Leistungen im allgemeinen verglichen werden können, so dürfte man vielleicht im speciellen für die Vermehrung mechanischer Elemente in Folge von Zugwirkung an die aus dem pathologisch-anatomischen Gebiet beim Thierkörper bekannten Arbeitshypertrophien der Muskeln erinnern, deren Wesen in einer Hypertrophie und Hyperplasie der einzelnen Elemente besteht; auch könnte man vielleicht hier an die bekannten Aenderungen der Structurverhältnisse in der Knochensubstanz erinnern, welche bekanntermaassen bei der Heilung von Knochenbrüchen einzutreten pflegen, wenn die Richtung der mechanisch wirkenden Druck- und Zugkräfte auf die einzelnen Knochenelemente sich ändert.

Herrn Prof. Vöchting, der mir die Anregung zu den hier besprochenen Versuchen gab, möchte ich an dieser Stelle meinen besten Dank abstatten. Desgleichen den Herren Dr. Schmid und Winkler für die meiner Arbeit stets freundlich gewährte Unterstützung.

Ueber das Assimilationsproduct der Dictyotaceen.

Von

F. W. T. Hunger.

Im Anschluss an eine im vorigen Jahre erschienene Arbeit von Barthold Hansteen „Ueber das Fucosan als erstes scheinbares Product der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen" (1900) erlaube ich mir einige Beobachtungen zu veröffentlichen, welche während meines Aufenthalts an der Zoologischen Station in Neapel, im Frühling 1899, in derselben Richtung angestellt wurden.

Meine Untersuchungen sind durchaus nicht zu Ende geführt, weil die plötzliche Berufung an den Botanischen Garten in Buitenzorg meinen Aufenthalt verkürzte; trotzdem veröffentliche ich jetzt meine damals erhaltenen Resultate, da ich keine Aussicht habe, die Versuche selbst bald weiterzuführen.

Die folgenden Notizen können vielleicht anregend wirken zu weiteren Versuchen in der hier angegebenen Richtung, oder jedenfalls einem anderen etwas Arbeit sparen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle der Holländischen Regierung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die Ueberlassung des Arbeitsplatzes an der Station, durch die mein dortiger Aufenthalt ermöglicht wurde.

Ferner benütze ich gern diese Gelegenheit, um die liebenswürdige Unterstützung zu rühmen, welche Herr Director Geheimrath Prof. Dr. Dohrn und die anderen Herren der Station mir bei meinen Untersuchungen gewährten, besonders danke ich Herrn Dr. Lo Bianco für seine allgemein bekannte Bereitwilligkeit, stets reichlich frisches Untersuchungsmaterial zu beschaffen.

Der Ausgangspunkt für meine Untersuchungen war zweifach; primo die Frage nach der physiologischen Function der sogenannten

„Inhaltskörper" der Dictyotaceen, secundo die Frage nach der chemischen Zusammensetzung dieser „Inhaltskörper".

Um möglichst wenig Zeit zu verlieren, wählte ich kurz nach meiner Ankunft in Neapel eine mir geeignet vorkommende Species aus der Familie der Dictyotaceen — *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour. —, welche ausschliesslich zu meinen folgenden Experimenten benutzt wurde.

Im Jahre 1899 habe ich schon in einer vorläufigen Mittheilung an Seine Excellenz den Minister des Innern Bericht erstattet über jene Versuche[1]).

I. Die physiologische Function der „Inhaltskörper" von *Dictyota dichotoma.*

Der regelmässig dichotom getheilte Thallus von *Dictyota dichotoma* besteht nach der Eintheilung von Hansteen (892) aus zwei Gewebesystemen, 1. aus dem Assimilationssystem und 2. aus dem Speicherungssystem; diese physiologisch-anatomische Eintheilung wurde zur selben Zeit auch durch Hansen (893) vorgeschlagen.

In den Assimilationszellen befinden sich die Chromatophoren — Phaeoplasten —, die den Zellwänden ganz dicht anliegen und an ihrer convexen Seite, welche dem Zellraum zugewendet ist, eine grosse Zahl kleinere und grössere Körner — die sog. „Inhaltskörper" — sehen lassen.

Durch einen Längsschnitt, d. h. durch einen Schnitt parallel zur Längsachse des Thallus, bekommt man ein instructives Bild vom Speicherungssystem. Hier kommen nur vereinzelte Phaeoplasten vor; die kleinen „Inhaltskörper" des Assimilationssystems sind bald mehr, bald weniger reichlich vorhanden, aber ausserdem liegt immer in der Mitte jeder Zelle des Speicherungssystems eine Gruppe von 6—15 grossen, stärker lichtbrechenden Kugeln.

Was die physiologische Natur dieser zweierlei Inhaltskörper von *Dictyota dichotoma* betrifft, so stellte ich verschiedene Versuche an und kam dabei zu den folgenden Resultaten:

A. Die „Inhaltskörper" in den Assimilationszellen sind das erste sichtbare Product der Kohlensäureassimilation und physio-

---

1) Verslag van de werkzaamheden, door Dr. F. W. T. Hunger verricht aan de Nederlandsche tafel van het Zoölogisch Station van Prof. Dr. A. Dohrn te Napels. Siehe Staatscourant 1899, Juni.

logisch vollkommen identisch mit dem Fucosan der Fucoideen im Sinne Hansteen's (892, p. 360; 900, p. 612).

B. Die „Kugeln" in den Speicherungszellen sind Anhäufungen von Reservestoff und „mit der Ernährung der Dictyoteen in Zusammenhang zu bringen" (Hansen, 893, p. 269).

Zu diesen Annahmen gelangte ich nach folgenden Beobachtungen:

I. Die „Inhaltskörper" von *Dictyota* sind fast ausschliesslich an das Assimilationssystem gebunden, wo sie zum Theil den Phaeoplasten oberflächlich, als kleine Tröpfchen, anhaften, zum Theil massenhaft im Zelllumen sichtbar sind.

Ganz in Uebereinstimmung mit Hansteen's (900, p. 614 bis 617) Beschreibung der Fucosanbildung der Fucoideen sind meine Beobachtungen von 1899 über die Bildung der „Inhaltskörper" von *Dictyota dichotoma*. Auch hier beobachtet man mit ein wenig Geduld sehr deutlich, dass die Neubildung der „Inhaltskörper" an der Oberfläche des Phaeoplasten durch vorherige Anschwellung und darauffolgende Abschnürung eines kleinen, lichtbrechenden Gebildes vor sich geht.

Es war mir unmöglich, die späteren „Inhaltskörper" schon vorher in den Phaeoplasten von *Dictyota* nachzuweisen, sodass ich mich, unter dem Vorbehalt von weiteren Untersuchungen, jetzt Hansteen's Deutung anschliesse: „dass die Körner nicht ein directes Product des Chromatoplasmas sein können, so, wie die Amylumkörner bei den höheren Pflanzen, sondern dass sie vielmehr erst ausserhalb der Phaeoplasten in dem Cytoplasma angelegt werden" (892, p. 350).

II. Die „Inhaltskörper" wandern stets nach den Verbrauchsorten hin; dadurch wird es erklärt, dass die Thallusspitzen von *Dictyota* immer vollgepfropft sind mit diesen Körpern, welche nicht dort gebildet, sondern zugeführt sind.

Dasselbe sieht man an Stellen, wo Regeneration und Adventivsprossung stattfindet, ebenso bei der Entwickelung der Reproductionsorgane.

In letzterem Falle beobachtet man die „Inhaltskörper" niemals in den Sporangien selbst, wohl aber eine grosse Anhäufung derselben in den darunter liegenden Zellschichten.

Die Haftscheibe, welche gleichzeitig als Reservestoffbehälter functionirt, ist gewöhnlich auch mit „Inhaltskörpern" vollgepfropft.

III. Die „Inhaltskörper“ von *Dictyota* können sich nur entwickeln bei Anwesenheit der Phaeoplasten und im Lichte, sodass ihre Bildung direct abhängig von der Kohlensäureassimilation ist. In Dunkelkulturen verschwinden sowohl die „Inhaltskörper“ aus den Assimilationszellen, als die „Kugeln“ aus den Speicherungszellen.

Hansen (893, p. 271) versuchte auch, „ob in verdunkelten Dictyoten die Tröpfchen aufgelöst würden. Sie blieben jedoch trotz tagelanger Verdunkelung der Pflanzen unverändert, u. s. w.“

Hansen hatte das Experiment nicht lange genug fortgesetzt; nachdem meine Dictyoten eine Woche lang in absoluter Finsterniss in ununterbrochen strömendem Wasser kultivirt worden waren, war kein einziger Phaeoplast mit anhaftenden „Inhaltskörpern“ mehr zu finden; dieselben waren im Zelllumen auch merklich sparsamer geworden, während die „Kugeln“ im Speicherungssystem noch normal anwesend waren, jedoch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen verloren hatten. Nach zwei bis drei Wochen im Dunkeln erschienen auch die „Kugeln“ aufgelöst.

IV. Die „Kugeln“ in den Speicherungszellen von *Dictyota* entstehen durch Verschmelzung der „Inhaltskörper“ aus den Assimilationszellen. Unter normalen Umständen ist mit ein wenig Geduld dieser Vorgang unter dem Mikroskop zu verfolgen. Nachdem verdunkelte Kulturen, wo die „Kugeln“ in eine Emulsion von zahlreichen Tröpfchen (die den „Inhaltskörpern“ im Assimilationssystem vollkommen ähnlich sind) umgewandelt worden waren, dem Lichte ausgesetzt wurden, konnte ich nach 24 Stunden die langsame Wiederverschmelzung verfolgen.

V. Bezüglich der Erklärung Hansen's (893, p. 278), dass er „nur einmal eine kleine *Dictyota*-Form gefunden habe, welche schön grün irisirte“, muss ich erklären, dass er in dieser Hinsicht ungemein unglücklich gewesen ist. Ich stimme Bruns (894, p. 162) vollkommen bei; auch für mich war es eine tägliche Freude, die prachtvoll fluorescirenden Dictyoten zu sehen. Nach meinen Untersuchungen kam ich ebenso wie Golenkin (894, p. 10) und Bruns (893, p. 163) zu dem Schluss, dass die Fluorescenz ausschliesslich durch die „Kugeln“ im Speicherungssystem hervorgebracht wird, und nicht durch die „Inhaltskörper“ in den Assimilationszellen, wie Hansen annimmt.

II. Die chemische Zusammensetzung der „Inhaltskörper" von *Dictyota dichotoma.*

Die Frage nach der chemischen Zusammensetzung der „Inhaltskörper" der Phaeophyceen — auch speciell der Dictyotaceen — ist sehr verschiedenartig beantwortet worden.

Es dürfte daher durchaus gerechtfertigt sein, die verschieden lautenden Auffassungen voraus zu schicken, um nachher die Resultate neuer, eigener Versuche zu besprechen.

Rosanoff glaubte bei den Braunalgen die Anwesenheit von Stärke voraussetzen zu dürfen, welcher Ansicht Schmitz (883) beistimmte; letzterer bezeichnete die bei den Braunalgen beobachteten Körner als „Phaeophyceenstärke".

Strasburger hielt die Körner im Thallus von *Sphacelaria scoparia* bald für „einen viel Fett enthaltenden Eiweisskörper" (880, p. 196), bald für „Oeltropfen" (892, p. 53), Schimper (885, p. 38) sagt, dass die Chromatophoren in der Scheitelzelle von *Dictyota dichotoma* relativ schwer sichtbar seien, „in Folge der Anhäufung von Fetttropfen".

1882 erklärte Berthold (882, p. 699—702), dass die „Inhaltskörper" von *Dictyota*, „nach ihrem Verhalten ebenfalls den Proteïnstoffen zuzuzählen und nicht Fetttropfen sind".

Vier Jahre später schreibt er in seiner Protoplasmamechanik, dass die Phaeophyceen „Tropfen einer Gerbstofflösung führen" (p. 56).

Crato (892, 893) beschrieb die „Inhaltskörper" und „Kugeln" von *Dictyota* als bläschenartige Gebilde — sogen. Physoden —, welche phenolartige Körper enthalten und als Organe des Zellleibes betrachtet werden müssen.

1893 erschien die erste Arbeit von Hansteen, worin er behauptet, dass die Inhaltskörper der Fucoideen das erste scheinbare Assimilationsproduct darstellten, das „aus einem linksdrehenden, nicht direct gährungsfähigen und im süssen Wasser leicht löslichen Kohlenhydrat aus der Gruppe ($C_6H_{10}O_5$) gebildet wird" und das er „Fucosan" nennt.

Hansen (893) ist der Ansicht, dass sowohl die „Inhaltskörper" als die „Kugeln" von *Dictyota* aus Fett bestehen, Golenkin (894) vergleicht die „Kugeln" im Speichersystem mit Elaioplasten. Bruns (894) stimmt Hansen bei, aber nach ihm enthalten die „Inhaltskörper" neben Fett auch Phloroglucin.

1895 erschien eine mir bis jetzt leider unbekannt gebliebene Arbeit von Koch, worin die Ansicht verneint wird, dass die „Inhaltskörper" der Fucoideen phloroglucinhaltig seien.

Im letzten Heft des vollendeten Jahrganges von Pringsheim's Jahrbüchern erschien eine zweite Arbeit von Hansteen (1900), worin er sich gegen die Angriffe Crato's (1893) vertheidigt, an seiner im Jahre 1892 ausgesprochenen Annahme über das Fucosan festhält und weitere Experimente zur Stütze seiner Auffassung beibringt.

Im Anfang versuchte ich, wie die meisten meiner Vorgänger, durch Reactionen unter dem Deckglas die chemische Zusammensetzung der „Inhaltskörper" kennen zu lernen; nachher entschloss ich mich, die Lösung dieser Frage lieber auf makrochemischen Wege zu versuchen.

Obwohl Hansen auch davon überzeugt war, „dass die vielfach angewendete Methode, die Einwirkung der Reagentien unter dem Deckglas vor sich gehen zu lassen, ausserordentlich leicht zu fehlerhaften Resultaten führen kann" (893, p. 266), verfällt er in denselben Fehler, vor dem er selber eben gewarnt hat. Auf p. 269 sagt er folgendes: „Die mikrochemischen Reactionen lassen nur den Schluss zu, dass die Tropfen aus Fett bestehen".

Wenn wir jetzt die verschiedenen Reactionen, welche Hansen unter dem Deckglas ausführte, etwas näher betrachten, dann zeigt sich, nach meiner Meinung, dass seine Folgerung ziemlich unberechtigt ist; fast keine Reaction giebt ihm das Recht zu jenem Schluss.

Das Hauptargument für seine Annahme liegt darin, dass die „Inhaltskörper" und „Kugeln" sich mit 1 proc. im Meerwasser gelöster Osmiumsäure tief schwarz färben, wie die Fette es thun (l. c., p. 270).

Diese letzte Generalisirung ist zunächst nicht zulässig; die Schwarzfärbung mit Osmiumsäure ist nicht so ausschlaggebend, wie Hansen angiebt, erstens, weil eine ganze Reihe von Fetten sich mit Osmium nicht zu schwärzen vermögen; zweitens, weil noch viele andere Stoffe existiren, welche sich mit demselben Reagens ebenfalls dunkel färben.

Weiter ist mir die Rothfärbung der „Inhaltskörper" „mit wässeriger oder alkoholischer Alkannalösung (l. c., p. 270) zum Theil verdächtig, weil Alkanna wohl löslich ist in Alkohol u. s. w., aber nicht in Wasser (s. Behrens, Tabellen, II. Aufl., p. 23).

Wie meine eigenen Experimente mir gezeigt haben, färben sich die „Inhaltskörper“ des Assimilationssystems, welche im Zelllumen liegen, mit 1 proc. im Meerwasser gelöster Osmiumsäure in der That schwarz, ebenso gelang bei diesen Körpern die Rothfärbung mit Vanillinsalzsäure.

Die letztgenannte Reaction ging in der ersten Zeit meines Aufenthaltes (Januar und Februar) sehr deutlich vor sich, nachher verschwand dieselbe allmählich, und im Monat April war es mir absolut unmöglich, noch die geringste Reaction mit Vanillinsalzsäure zu erzeugen, trotzdem mein Untersuchungsmaterial immer frisch und mein Reagens gut war. Die Reactionsfähigkeit war verloren gegangen und kehrte während meines weiteren Aufenthaltes (bis Mitte Mai) nicht wieder.

Die kleinsten „Inhaltskörper“, welche den Phaeoplasten noch anhaften, zeigten zu keiner Zeit weder die Reaction mit Osmiumsäure noch die mit Vanillinsalzsäure.

Legt man ganze Thallusstücke von *Dictyota* für einige Zeit in Chromsäure, Chloralhydrat oder Eisessig, dann gelingt nachher die Osmiumreaction nicht mehr, obwohl die „Inhaltskörper“ äusserlich unverändert bleiben. Bruns (894, p. 164) schreibt auch: „Reactionen, die ich nach mehreren Wochen an mit Chromsäure fixirtem Material anstellte, ergaben ein unsicheres Resultat. u. s. w.“.

Aus einer Lösung von 1 : 500000 wird Methylenblau von den „Inhaltskörpern“ deutlich gespeichert. Bringt man *Dictyota*-Thalli erst in Meerwasser mit etwas Kali und dann in eine schwache Eisenchloridlösung, so färben sich die „Inhaltskörper“ im Zelllumen dunkel, und die „Kugeln“ im Speichergewebe werden desorganisirt; dagegen bleiben die den Phaeoplasten anhaftenden Inhaltskörper ungefärbt. Mit Kaliumbichromat färben sich die „Inhaltskörper“ ebenfalls sehr deutlich. Lässt man ganze Thalli von *Dictyota* eine Zeit lang in Benzol, Chloroform, Aether oder Schwefelkohlenstoff verweilen, so verschwinden die „Inhaltskörper“ im Assimilationsgewebe gar nicht; ihre Reactionsfähigkeit für 1 proc. im Meerwasser gelöste Osmiumsäure bleibt erhalten, obwohl CS_2 ein „vortreffliches Lösungsmittel für Fette“ ist (Behrens, Tabellen, p. 163).

Hansen sagt (l. c., p. 269), dass die „Inhaltskörper“ „im Wasser unlöslich“ seien, was ein absoluter Irrthum sein muss, da aus meinen jetzt folgenden makrochemischen Resultaten das Gegentheil genugsam hervorgeht.

Durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. Lo Bianco war ich im Stande, fast täglich über ca. 1 kg *Dictyota* zu verfügen. Diese

Menge theilte ich dann in zwei gleiche Quantitäten, jede für einen besonderen Zweck.

Der eine Theil wurde immer erst in der Sonne getrocknet, darauf in einem Mörser zu Pulver zerrieben, endlich fein gesiebt. Dies *Dictyota*-Pulver wurde über Schwefelsäure aufbewahrt und enthielt also noch alle Stoffe der frischen Pflanze, sowohl die organischen als die anorganischen.

Der zweite Theil wurde in Aq. dest. von 72—75° C. während 50 Stunden ununterbrochen erwärmt, dann durch Tuch filtrirt, und das Filtrat auf einem Wasserbad abgedampft. Was auf dem Tuch zurückblieb, waren die ausgezogenen Thallusstücke, welche jetzt, mikroskopisch untersucht, zeigten, dass die „Inhaltskörper" fast ganz aus den Zellen der Assimilationsschicht verschwunden waren. Die „Kugeln" im Speichergewebe waren deutlich verändert, aber ein Rest war geblieben, der sich durch seine Reactionen als ein eiweissartiger Stoff herausstellte.

Dasjenige, was beim Abdampfen des Filtrates zurückblieb, erwies sich als eine gummiartige Substanz, die stark durch Phycophaeïn gefärbt war.

Einen Begriff, wie gross die Quantität der ausgezogenen Substanz war, mögen die folgenden Zahlen geben.

962 g	*Dictyota*	gab	70 g	ausgezogene Substanz,
555 „	„	„	39 „	„ „
750 „	„	„	53 „	„ „
1026 „	„	„	75 „	„ „
300 „	„	„	21 „	„ „

Mit jenen beiden Präparaten, d. h. dem *Dictyota*-Pulver und dem *Dictyota*-Auszug, arbeitete ich jetzt in folgender Weise.

Versuch I.

Dictyota-Pulver wurde mit 95 proc. Alkohol extrahirt und darauf abfiltrirt; was auf dem Filter zurückblieb, kam nicht weiter in Betracht.

Das Filtrat wurde auf einem Wasserbad abgedampft, der Rückstand in Wasser aufgenommen, und, nach Behandlung dieser Lösung mit Bleiacetat, abfiltrirt.

Das so erhaltene Filtrat gebrauchte ich für sub a und b; den Niederschlag für sub c.

sub a. Das Filtrat wurde durch Schwefelwasserstoff vom Metall und durch Luft von H_2S befreit und darauf mit Soda neutralisirt;

Jetzt war das Filtrat im Stande, Fehling'sche Lösung direct schwach zu reduciren.

sub b. Das Filtrat wurde mit verdünnter Schwefelsäure gekocht, worauf ein Niederschlag von $PbSO_4$ entstand; nach dem Filtriren reducirte das jetzt klare und vorher mit Natriumcarbonat neutralisirte Filtrat sehr stark Fehling'sche Lösung;

sub c. Der Niederschlag wurde in Wasser gelöst, durch Schwefelwasserstoff vom Metall und durch Luft von H_2S befreit und darauf abfiltrirt. Nach Neutralisirung mit Na_2CO_3 zeigte das Filtrat alle möglichen Gerbstoffreactionen.

Versuch II.

Dictyota-Auszug wurde wieder in Wasser aufgelöst, darauf mit der 3- bis 4fachen Quantität 95proc. Alkohols gefällt und abfiltrirt.

Was auf dem Filter blieb, wurde nicht weiter benutzt, das Filtrat dagegen erst auf einem Wasserbad abgedampft und der Rückstand in Wasser aufgenommen.

sub a. Diese Lösung reducirte jetzt ohne weiteres schwach Fehling'sche Flüssigkeit[1]);

sub b. Diese Lösung kochte ich mit verdünnter H_2SO_4 und neutralisirte mit Na_2CO_3, nach welcher Behandlung Fehling'sche Flüssigkeit sehr stark reducirt wurde.

Versuch III.

Dictyota-Pulver wurde während 24 Stunden mit Aether extrahirt und darauf abfiltrirt. Das extrahirte Pulver blieb unbenutzt; das Filtrat dampfte ich auf einem Wasserbad ein. Den Rückstand kochte ich mit einer alkoholischen Kalihydratlösung + $^1/_3$ der Quantität Aq. dest.; nach dem Kochen wurde die Lösung mit Wasser verdünnt und darauf abfiltrirt. Das Filtrat schüttelte ich wiederum mit Aether und liess es ruhig stehen, bis der obenstehende Aether eine rothbraune Farbe zeigte. Hiermit machte ich dann Reactionen mit Chlorkalium und Bleiacetat, welche beide einen leichten Niederschlag gaben. Mikroskopisch liess sich auch ein Fettgehalt nachweisen, dadurch, dass das Verseifungsfiltrat erst mit HCl behandelt, dann mit Aether ausgeschüttelt und mit Wasser abgedampft wurde.

---

1) Die Fähigkeit der beiden Lösungen (in Versuch I, sub. a, und in Versuch II, sub. a), auch ohne vorherige Behandlung mit verdünnten Säuren (hier H_2SO_4) Fehling'sche [illegible] schwach zu reduciren, stimmt überein mit Hansen's Angabe auf p. 270.

Nach Färbung mit 1 proc. Osmiumsäure sah man unter dem Mikroskop deutlich die geschwärzten Fettkugeln neben den ungefärbten Chlorophyllmassen liegen. Ebenso färbten die Fettkugeln sich mit Alkanna und Sudan III[1]).

Gleichzeitig mit obengenannten Versuchen machte ich das folgende physiologische Experiment.

Versuch IV.

Ganze *Dictyota*-Thalli wurden erst schnell getödtet (durch wiederholtes Untertauchen in heisses Wasser) und in die folgenden Lösungen gebracht:

A. Ptyalinlösung,
B. alkalische Trypsinlösung,
C. salzsaure Pepsinlösung,
D. Myrosinlösung[2]).

Das Resultat war, dass

durch Ptyalin nur die den Phaeoplasten anhaftenden „Inhaltskörper" ein wenig angegriffen wurden; die grösseren „Inhaltskörper" im Lumen der Assimilationszellen und die „Kugeln" im Speichergewebe blieben unverändert;

durch Trypsin sowohl bei den den Phaeoplasten anhaftenden „Inhaltskörpern" als bei den „Kugeln" eine leichte Aenderung auftrat;

durch Pepsin bloss die „Kugeln" leichte Veränderungen erlitten;

durch Myrosin bloss die „Inhaltskörper" im Lumen der Assimilationszellen schwach angegriffen wurden.

Dass die Resultate so wenig deutlich waren, hat seinen Grund wahrscheinlich darin, dass Stoffe anwesend waren (hauptsächlich Gerbstoff), welche eine reducirende Wirkung auf die Enzyme ausübten.

Aus den oben beschriebenen Versuchen erlaube ich mir die vorläufigen Schlüsse zu ziehen:

---

1) Dieser Farbstoff, welcher seit einigen Jahren mit viel Erfolg in der zoologischen Mikrotechnik gebraucht wird, lässt sich ebenfalls zur Färbung von pflanzlichen Fetten benutzen (Litt.: Daddi, Nouvelle Méthode pour colorer la graisse dans les tissus. Giornale d. R. Acc. di medicina di Torino, 1896, No. 2 [Arch. Ital. de Biologie, Tom. XXVI, 1896, p. 143—146]).

2) Ich stellte sie aus den Samen des weissen Senfes dar, nach Guignard. Sur quelques propriétés chimiques de la Myrosine. Bull. Soc. Botan. de France, 1894, p. 418.

I. Die Inhaltskörper im Lumen der Assimilationszellen von *Dictyota* sind von glykosidartiger Zusammensetzung. Sie bestehen aus einem polysaccharidischen Kohlenhydrat, das durch Kochen mit verdünnten Säuren (hier H_2SO_4) einen Stoff abspaltet, welcher Fehling'sche Lösung sehr stark reducirt (vergl. Versuch I, sub c und II, sub b), und das durch Myrosin angegriffen wird (vergl. Versuch IV, D).

II. Es wäre zu untersuchen, ob die zeitweilige Phloroglucinreaction (siehe p. 76) vielleicht so zu deuten ist, dass die „Inhaltskörper" im Lumen der Assimilationszellen vorübergehend Phloroglykoside vorstellen[1]).

Die Schwärzung dieser „Inhaltskörper" mit Osmiumsäure beruht nur auf dem Gehalt an Gerbstoff (vergl. Versuch I, sub c).

Die verschwindende Phloroglucinreaction ist vielleicht auch in Zusammenhang zu bringen mit der Bildung von Gerbstoff und es ist möglich, dass dessen Gehalt im Thallus von *Dictyota* mit der fortschreitenden Vegetationsperiode so zunimmt, dass die Reaction mit Vanillinsalzsäure allmählich schwächer wird und zuletzt ganz aufhört.

III. Die kleinen „Inhaltskörper", welche den Phaeoplasten anhaften, bestehen aus einem monosaccharidischen Kohlenhydrat (vergl. Versuch I, sub a und Versuch II, sub a), das durch Ptyalin und Trypsin verändert wird (vergl. Versuch IV, A und B). Diese kleinen Tropfen sind noch im primären Stadium ihrer Zusammensetzung, d. h. ohne Gerbstoffgehalt; dadurch erklärt es sich, dass sie mit 1 proc. im Meerwasser gelöster Osmiumsäure ungefärbt bleiben, so lange sie den Phaeoplasten noch anhaften.

IV. Eine geringe Menge Fett scheint doch im *Dictyota*-Thallus anwesend zu sein (vergl. Versuch III), wie ich mir denke, bloss im

Wie ich im Beginn dieser Mittheilung schon hervorhob, dürfen meine Resultate nicht als vollkommen einwandsfrei betrachtet werden, die Zeit fehlte mir zur Wiederholung meiner Experimente. Darum würde es sehr lohnend sein, wenn diese Untersuchungen in der hier angegebenen Richtung einmal wiederholt würden.

Meine Beobachtungen sind im Frühling gemacht worden und ich glaube von vornherein, dass eine Nachprüfung im Hochsommer oder im Herbst zum Theil andere Resultate gäbe. Einen Grund für diese Annahme finde ich in dem Umstand, dass während meiner Untersuchungen ein Stoff, welcher zunächst reichlich vorhanden war, allmählich vollständig verschwand (Phloroglucin, s. p. 76). Es wäre nicht unmöglich, dass solche Veränderungen mehr stattfänden, welche dann natürlich tiefgreifende Unterschiede in den Ergebnissen zur Folge haben würden; am wünschenswerthesten wäre es darum, den Stoffwechsel eine ganze Vegetationszeit hindurch zu verfolgen.

Sobald ich einmal fest davon überzeugt war, dass die „Inhaltskörper“ im Lumen der Assimilationszellen gerbstoffhaltig seien, kam mir der Gedanke, dass diese Beimischung vielleicht auch einen biologischen Zweck haben könnte.

Wie bekannt, sind die Auffassungen über die biologische Function der Gerbstoffe sehr verschieden; Stahl und viele andere betrachten sie als Schutzmittel gegen Thierfrass, Warming vertritt die Ansicht, dass die Gerbstoffe gegen zu starke Transpiration zu schützen vermöchten, Kraus und Westermaier fassen sie als Antisepticum, als Schutzmittel gegen Fäulniss und Zersetzung auf u. s. w.

Die Ansichten von Kraus und Westermaier mögen vielleicht hier sehr gut zutreffen, aber vor allem kommt, meiner Ansicht nach, die Wirksamkeit des Gerbstoffes als Schutzmittel gegen Thierfrass in Betracht.

Der folgende Versuch mag illustriren, welch eminente Bedeutung ihm in dieser Richtung zukommt.

Bringt man in einem Bassin frische *Dictyota* mit Meerschnecken, speciell Aplysia, zusammen, so bleibt die Alge verschont, obgleich die Aplysia ausschliesslich Pflanzenfresser sind. Selbst nach einer Fastenzeit von einer Woche waren die Thallusstücke so gut wie nirgends angefressen.

Zog ich dagegen *Dictyota* erst mit Alkohol aus und legte sie dann während 24 Stunden in strömendes Wasser, so wurden dieselben Thalli, welche vorher gänzlich gemieden worden waren, jetzt in einem Minimum von Zeit mit grösster Gefrässigkeit verzehrt.

Buitenzorg (Java), December 1901.

Literatur-Verzeichniss.

Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1882, Bd. XIII.

— — Studien über Protoplasmamechanik. 1886.

Bruns, E., Ueber die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora, 1894, Erg.-Bd., p. 159 bis 178, Taf. VI.

Crato, E., Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Inaug.-Diss. 1893, Botan. Zeitung.

— — Ueber die Hansteen'schen Fucosankörner. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1893, Bd. XI, Heft 3, p. 235—241.

Golenkin, M., Algologische Notizen. Bull. Soc. Impér. d. Naturalistes de Moscou. 1894, No. 2.

Hansen, A., Ueber Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitth. Zoolog. Station zu Neapel, 1893, Bd. XI, Heft 1 u. 2, p. 267—305, Taf. XII.

Hansteen, B., Studien über Anatomie und Physiologie der Fucoideen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, p. 317—362, Taf. VII—X.

— — Ueber das Fucosan als erstes scheinbares Product der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1900, Bd. XXXV, Heft 4, p. 611—625, Taf. XIV.

Hunger, F. W. T., Verslag van de werkzaamheden dror Dr. . . . . . verricht aan de Nederland'sche tafel van het Zoologisch Station van Dr. A. Dohrn te Napels. Nederland'sche Staatscourant 1899, Juni.

Koch, L., Untersuchungen über die bisher für Oel oder Phloroglucin gehaltenen Inhaltskörper der Fucoideen. Inaug.-Diss. Rostock, 1896.

Rosanoff, S., Observations sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses algues. Extrait d. Mém. Soc. Impér. Sc. N. Cherbourg, Tom. XIII.

Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Botan., 1885, Bd. XVI.

Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen. Verhandl. d. Naturhist. Vereins d. preuss. Rheinl. u. Westfal. 1883, Jahrg. 40, p. 154—155.

Strasburger, E., Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., 1880.

— — Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung, 1892.

Ueber den Sprossscheitel der *Linaria spuria*.

Von

Hermann Vöchting.

Mit Tafel II und III.

In meiner Arbeit über Blüthen-Anomalien[1]) wurden in dem Abschnitte über die Entwickelungsgeschichte der Blüthe auch kurz die Vorgänge am vegetativen Scheitel der *Linaria spuria* besprochen. Ich zeigte, dass der Uebergang von der Quirl- zur Schraubenstellung, der sich an den Scheiteln der Sprosse dieser Pflanze regelmässig vollzieht, mit der Anschluss-Theorie Schwendener's nur unter Annahme gewisser Hülfs-Hypothesen vereinbar ist.

Auf meine Bemerkungen hat Schwendener in einem in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie[2]) veröffentlichten Aufsatze erwidert. Er beschreibt den Scheitel der *Linaria spuria* in der Spiralregion, sucht den Contact der Entwickelungsfelder der jüngsten Anlagen zu erweisen, und behauptet darauf hin, meine Angaben seien unhaltbar. Er geht ferner auf meine Untersuchungen über die Blüthenentwickelung ein, und glaubt darthun zu können, dass meine gegen Schumann gerichteten Ausführungen nicht sämmtlich zutreffen.

Allein Schwendener ist in seiner Erwiderung auf die Punkte, die in meiner Darstellung die Hauptsache bildeten, gar nicht eingegangen. Am vegetativen Scheitel war es der Uebergang von der einen Stellung in die andere, auf den mein Einwurf sich stützte; in der Blüthen-Region waren es in erster Linie die Anomalien, auf Grund deren ich mich gegen die Anschluss-Theorie aussprach. Gerade dieser Punkte aber hat Schwendener nicht mit einem Worte gedacht.

1) H. Vöchting, Ueber Blüthen-Anomalien. Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, Leipzig, 1898, p. 439.

2) S. Schwendener, Ueber die Contactverhältnisse der jüngsten Blattanlagen bei *Linaria spuria*. Sitzber. d. K. pr. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1899, p. 94 ff.

Da ich annahm, dies müsse jedem, der sich mit der Sache befasste, alsbald auffallen, so hielt ich anfänglich eine Antwort auf Schwendener's Angaben nicht für nothwendig. Von verschiedenen Seiten wurde ich jedoch darauf hingewiesen, dass mein Schweigen unrichtig gedeutet werden könne, und ich beschloss daher, den Gegenstand von neuem vorzunehmen. Ueber anderen Arbeiten aber verzögerte sich die Sache und wäre vielleicht doch noch unausgeführt geblieben. Da erschienen im letzten Sommer die kritischen Erörterungen Schwendener's zu Winkler's Untersuchungen über Blattstellung. Nunmehr glaubte ich die Ausführung meines Vorhabens nicht länger aufschieben zu sollen.

Es schien mir jedoch nothwendig, nicht nur die streitigen Punkte von neuem, und zwar jetzt eingehender, zu behandeln, sondern die Untersuchung auf einige Gegenstände auszudehnen, die einst zwar schon wahrgenommen wurden, deren nähere Behandlung aber nicht der Umgrenzung der früheren Arbeit entsprach. Vor allem gilt dies von der verschiedenen Wachsthumsgeschwindigkeit des Blattes in der Quirl- und in der Spiralregion am Stengel, ein Gegenstand, der zwar nicht unmittelbar mit der Blattstellung zusammenhängt, wohl aber auf die in den beiden Regionen herrschenden Unterschiede Licht wirft. Damit mag sich der grössere Umfang rechtfertigen, den diese Arbeit gewonnen hat.

a) Der Laubspross.

Mein verehrter Gegner leitet seine Erwiderung mit dem Citat eines Satzes aus meiner Arbeit ein und knüpft daran die Bemerkung, dass man nicht erfahre, was ich unter eigentlichem Contact verstehe. Der Satz selbst lautet: „Ein Blick auf unsere Abbildungen überzeugt alsbald, dass die Stellung der Blätter, ihre quirlige und schraubige Ordnung, sowie der Uebergang von der einen zur anderen, nicht durch eigentlichen Contact verursacht werden kann, da ein solcher gar nicht stattfindet". Ich glaubte, dass der Sinn, den ich mit dem Worte Contact verbinde, schon aus dem unmittelbar folgenden, von Schwendener nicht citirten, Satze hervorgehe: „Auch mit Hofmeister's Lückensatz und Schwendener's Anschluss-Theorie stehen die beobachteten Thatsachen nicht im Einklang". Hier wird zwischen Contact und Anschluss unterschieden. Deutlicher aber erhellt meine Ansicht aus folgender Stelle in derselben Arbeit (p. 64, Randnote 4): „In seiner

letzten Arbeit über Blattstellung (Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsbericht d. k. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1895, p. 645 ff.) hat Schwendener noch einmal seine theoretischen Ansichten dargelegt. Er unterscheidet nunmehr streng — wie uns scheint, strenger als in seinen früheren Arbeiten — zwischen zwei Stadien in der Entstehung der seitlichen Sprossungen, einem, das erst secundär eintritt, in dem die Glieder sich wirklich berühren, und einem, das voraufgeht, in dem sie noch nicht in Contact stehen. In diesem Stadium zeigen die Anlagen aber schon dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. „„Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwicklungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreitet, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenso vollständig beanspruchen.““

Schwendener lässt dahingestellt, welcher Ausdruck für die eben angedeuteten räumlichen Beziehungen passender sei, ob Contact oder Anschluss. Mir scheint, man sollte die Bezeichnung Contact hier durchaus vermeiden. Die Ursachen, welche die räumlichen Dispositionen bewirken, haben im Innern des Gewebes ihren Sitz und sind uns ihrer Natur nach unbekannt. Der Ausdruck Contact wird leicht dazu führen, die für den wirklichen Contact der schon älteren Glieder entwickelten Vorstellungen auf das noch unbekannte Gebiet zu übertragen, und so zu Unbestimmtheit Veranlassung geben. Das Werk Schumann's zeigt dies deutlich.

Unsere eigenen Untersuchungen drehen sich ausschliesslich um die primären, vor dem eigentlichen Contact stattfindenden Verhältnisse."

In diesen Zeilen, denen eine eingehende Erörterung desselben Gegenstandes in meiner Arbeit über die Blattstellung der Cacteen vorausgegangen war, glaubte ich mich so deutlich über den Sinn, der mit dem Worte Contact verbunden wurde, ausgesprochen zu haben, dass jedes Missverständniss ausgeschlossen war.

Wenden wir uns nunmehr zur Sache selbst. Da nicht anzunehmen ist, dass jedem Leser die in meiner Arbeit angeführten Thatsachen bekannt sind, so führe ich das über den Bau der entwickelten Pflanze Gesagte hier noch einmal, und zwar in erweiterter Form, aus.

An jedem Sprosse der *Linaria spuria* stehen die Blätter und damit ihre Achsel-Producte in zweierlei Stellung. Die ersten Glieder sind stets in zweigliedrigen alternirenden Quirlen, die späteren in Schraubenstellung geordnet; zwischen den beiden Stellungen findet sich eine Uebergangs-Zone. An der Hauptachse wird der basale Theil von 6—8, zuweilen auch mehr, echten Quirlen eingenommen. Daran schliesst sich eine Strecke der Achse, auf welcher die Glieder der Quirle ihre Divergenz zwar noch beibehalten, ihre Distanz aber verändern; sie rücken anfangs wenig, dann mehr auseinander. Nun endlich folgt die Region mit Spiral-Stellung, die Quirle lösen sich völlig auf; die Glieder verändern nicht bloss ihre Distanz, sondern auch ihre Divergenz.

Der Uebergang von der einen Stellung in die andere vollzieht sich gewöhnlich in der Art, dass die Glieder des letzten, der Distanz nach schon aufgelösten, Wirtels nicht mehr genau um 180° von einander abweichen, sondern sich einseitig um ein Geringes nähern. Das nun folgende erste einzelne Blatt steht über der grösseren Lücke zwischen den Blättern dieses Quirles, jedoch dem älteren Gliede einseitig stark genähert; indess das sich nun anschliessende Blatt die Mitte über der kleineren Lücke einnimmt. Hiermit ist die Spiral-Stellung herbeigeführt.

Die Blätter der Uebergangs-Zone und die der benachbarten Regionen mit den verschiedenen Stellungen haben dieselbe Gestalt und ähnlichen Umfang. Weiterhin werden sie in der Spiralregion allmählich kleiner. An den Seitensprossen erster und höherer Ordnung finden sich dieselben Verhältnisse, jedoch mit der Abweichung, dass die Zahl der Quirle geringer ist, als an der Hauptachse, meist nur 4—6 beträgt.

Mit der Verschiedenheit der Stellung der Blätter hängt ein Unterschied ihrer Achselsprosse zusammen. In der Quirl-Region entstehen als primäre Producte Laubsprosse, in der Spiralregion Blüthen. Die Uebergangs-Zone weist Schwankungen auf; nachdem schon die Blüthenbildung eingeleitet war, kann noch ein Laubspross entstehen und ebenso kann ein Quirl in einer oder in beiden Achseln Blüthen hervorbringen. Im ganzen aber halten sich die Producte der beiden Regionen getrennt, und es kommen grössere Abweichungen von der Stellungsregel nicht häufig vor. Doch wurden auch solche hier und da wahrgenommen. So fanden sich unter den Pflanzen einer spät gemachten Aussaat einzelne, deren Hauptachsen schon unter der mittleren Quirl-Region mit Blüthen

besetzt waren, und daneben andere, an denen umgekehrt an hochstehenden Theilen der Hauptachse in einzelnen Blattachseln Laubsprosse als primäre Producte entstanden waren.

Damit wenden wir uns zu den Entwickelungsvorgängen.

Zur Untersuchung des Scheitels in der Uebergangs-Region dienten früher fast ausschliesslich Seitensprosse, nicht die Hauptachse selbst. Jene stehen bis spät in den Herbst zur Verfügung; an dieser kann man den Uebergang nur in früherer Jahreszeit untersuchen. Gelegentlich gemachte Beobachtungen hatten gelehrt, dass der Scheitel der Hauptachse im jugendlichsten Alter eine Form aufweist, die man an den Achselsprossen nicht wahrnimmt, ein Umstand, der nunmehr zur näheren Verfolgung der Sache veranlasste.

Der Scheitel des Keimlings gewährt ein Bild, das an die bekannten Formen erinnert[1]). Zwischen den beiden Kotyledonen ist nur ein schmaler Scheitel vorhanden, ja man kann von einem solchen kaum sprechen, da die die Kotyledonen verbindende Linie nach oben concav ist. Vor der Anlage der ersten Laubblätter verbreitert sich der Scheitel und nun entstehen zwei mit den Kotyledonen sich kreuzende Hügel, das erste Laubblattpaar. Auch diese Hügel umschliessen noch keinen eigentlichen Vegetationspunkt, die Verbindungslinie zwischen beiden ist noch nach oben concav; aber die beiden Glieder sind weiter von einander entfernt, als die jungen Kotyledonen. Dieses Verhältniss beobachtet man auch noch beim dritten Blatthügelpaare, Fig. 2, Taf. II, und selbst noch beim vierten; dann aber treten gewöhnlich neue Vorgänge ein. Die nächsten beiden Hügel entstehen unterhalb des Scheitels, aber in relativ grösserer Entfernung von einander als früher, und der Scheitel bleibt nun und fortan überhaupt als flacher Hügel erhalten. Zwischen den ersten dieser Blattpaare ist er noch schmal, Fig. 3, Taf. II; zwischen den folgenden aber wird er allmählich breiter (vergl. Fig. 31, 4, 16, 15 u. 27, Taf. II). Die beiden Glieder der Quirle können anfänglich von gleicher oder etwas ungleicher Grösse sein (s. die angegebenen Figuren und Fig. 15, Taf. II). Auch in vorgeschrittenen Entwickelungszuständen können sie noch gleiche Grösse aufweisen; gewöhnlich aber eilt das eine im Wachsthum voran, sodass die zwei Glieder des fertigen Quirles im Umfange

1) Vergl. J. Hanstein, Die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Botanische Abhandlungen etc. Herausgegeben von J. Hanstein, 1. Heft, Bonn 1870, Taf. III, Fig. 43.

etwas von einander abweichen. Besonders hervorzuheben ist die Thatsache, dass die Umgestaltung des Scheitels von einer schmalen Furche zu einer flach gewölbten rundlichen Kuppe keine Aenderung der Blattstellung nach sich zieht. In den ersten Quirlen sind die Mittelpunkte und die Ränder der jüngsten Blatthügel wenig, in den späteren weiter von einander entfernt; ihre Divergenz verändert sich aber nicht. Dieser Umstand allein zeigt schon, dass die räumlichen Verhältnisse am Scheitel für den Ort der Blattanlagen nicht entscheidend sein können.

Etwas abweichend sind die Entwickelungsvorgänge an den Seitenachsen. Zunächst fehlt der erste Zustand, in dem der Vegetationspunkt eine schmale Furche bildet, völlig; der Scheitel hat von Anfang an die Form einer flach gewölbten Kuppe. Die Blatthügel entstehen unterhalb des Scheitels im wesentlichen in der an der Hauptachse beobachteten Weise, doch sind die beiden Glieder des Wirtels in den meisten Fällen ungleich; das eine entsteht etwas früher als das andere, und eilt im Wachsthume voran. Gleichheit der Hügel kommt auch hier vor, aber nicht häufig. Unsere Fig. 18 und 8, 19, 26, 28, 29, 30 und 32, Taf. II, erläutern das gewöhnliche Vorkommen. Fig. 19, Taf. II, zeigt einen Scheitel in der Ansicht von oben, Fig. 18, Taf. II, in der von der Seite. Die beiden älteren Blätter weichen im Umfange wenig, die beiden jüngsten etwas mehr von einander ab. Grösser ist der Unterschied zwischen den Gliedern des in Fig. 28, 29 u. 30, Taf. II, dargestellten Scheitels und noch grösser an dem in Fig. 26, Taf. II, abgebildeten. Hier haben die Glieder des ältesten Quirles fast dieselbe Grösse; beträchtlich verschieden aber sind die des folgenden: das hintere über den Scheitel gekrümmte Blatt ist bedeutend länger, als das zugehörige vordere. Von dem dritten Wirtel ist erst das eine links stehende Blatt als Hügel vorhanden; das Schwesterglied fehlt noch.

In der eigentlichen Quirl-Region stehen die Blattanlagen meistens ziemlich genau opponirt, doch kommt es auch vor, dass die zwei Glieder sich einseitig etwas nähern. In diesem Falle entsteht das erste Blatt des nächsten Quirles in der grösseren Lücke zwischen den beiden letzten Gliedern. Ein solches Beispiel zeigt Fig. 32, Taf. II, die den Scheitel eines Achselsprosses mit dem ersten und zweiten auf die Vorblätter folgenden Blattpaare darstellt.

Auf einen wohl zu beachtenden Umstand sei hier noch hingewiesen. Wie ein Blick auf unsere Figuren lehrt, sind die Entwickelungsunterschiede zwischen den Paaren der aufeinander fol-

genden Quirle auffallend gross. Es ist, als ob die Glieder eines Paares jedesmal stossweise mit verhältnissmässig grossen Intervallen angelegt würden (vergl. verschiedene Figuren, bes. Fig. 4, 26 und 35 auf Taf. II). Um dieses Verhältniss genauer zu bestimmen, wurde die Länge der Blattanlagen und Blätter einiger Sprosse so genau wie möglich gemessen. Drei Beispiele aus diesen Bestimmungen werden den Sachverhalt am besten erläutern. Die Messung der Glieder des ersten Sprosses wurde von mir, die der Blätter des zweiten und dritten von stud. Birlinger ausgeführt.

In den beiden ersten Fällen waren die nicht starken Achsen mit 10 Blattpaaren besetzt, deren ältestes die Kotyledonen, deren jüngstes mikroskopische Hügel bildeten. An den Gliedern der drei letzten Paare konnte die Länge nicht mehr festgestellt werden. Am dritten Beispiele waren einige Blattpaare mehr vorhanden; hier liess sich die Länge der Glieder bis zum zehnten Paare genau bestimmen. In der Reihenfolge wird mit dem sicher messbaren jüngsten Paare begonnen; die noch jüngeren Hügel werden nicht aufgeführt. Rechts und links von dem Doppelstriche stehen jedesmal die zusammengehörenden Glieder eines Quirles. Die Maasse beziehen sich bloss auf die Länge des Blattes, diese genommen von der oberen Ansatzstelle an der Achse bis zur Spitze. In der letzten Columne sieht man die Unterschiede zwischen den Längen der aufeinander folgenden Paare. Die Länge ist in mm angegeben. Im zweiten und dritten Beispiele ist an den entwickelteren Gliedern ausser der gesammten auch noch die Länge des Stieles und der Fläche besonders angeführt (Tabelle siehe folg. Seite).

Verfolgen wir nun, wie sich der Uebergang von der Quirl- zur Schraubenstellung vollzieht. Der kurzen Darstellung in unserer ersten Arbeit lassen wir heute einige nähere Angaben folgen.

Der am häufigsten vorkommenden Uebergangsform, die wir für die fertigen Glieder feststellten, entsprechen die Vorgänge am Scheitel. Sie besteht, wie erwähnt, darin, dass auf den letzten Wirtel mit opponirten Gliedern ein solcher folgt, in dem die beiden Blätter sich einseitig etwas nähern. Wie dies am Scheitel geschieht, giebt unsere Fig. 33, Taf. II, an. Die Blätter des äusseren Quirles stehen hier noch fast genau opponirt; ihr Grössenunterschied ist gering. Das nun folgende erste Blatt des jüngsten Quirles hat seinen Ort ziemlich genau in der Mitte der einen Lücke über dem vorhergehenden; das zweite, eben angelegte, in der Figur stehende, weicht dagegen von der Mittelstellung um annähe

	Länge des Stieles mm	Länge der Fläche mm	Gesammt-länge mm	Gesammt-länge mm	Länge der Fläche mm	Länge des Stieles mm	Unter-schied mm
			1. Spross.				
1. Quirl	—	—	0,06	0,046	—	—	
2. „	—	—	0,8	0,7	—	—	1,394
3. „	—	—	3,0	2,5	—	—	4,0
4. „	—	—	15,0	14,5	—	—	24,0
5. „	—	—	27,5	27,0	—	—	25,0
6. „	—	—	35,0	34,0	—	—	14,5
7. „	—	—	46,0	44,5	—	—	21,5
			2. Spross.				
1. Quirl	—	—	0,1	0,06	—	—	
2. „	—	—	0,4	0,37	—	—	0,61
3. „	—	—	1,37	1,4	—	—	2,0
4. „	—	—	4,5	6,0	—	—	7,73
5. „	1,5	15,0	16,5	19,0	17,5	1,5	25,0
6. „	4,0	26,5	30,5	34,0	29,5	4,5	29,0
7. „	12,0	30,0	42,0	40,5	29,5	11,0	18,0
			3. Spross.				
1. Quirl	—	—	0,1	0,05	—	—	
2. „	—	—	0,39	0,29	—	—	0,53
3. „	—	—	1,2	1,0	—	—	1,52
4. „	—	—	4,0	3,5	—	—	5,3
5. „	1,0	11,5	12,5	10,0	9,0	1,0	15,0
6. „	2,0	21,5	23,5	22,0	20,0	2,0	23,0
7. „	6,0	35,5	41,5	43,0	36,0	7,0	39,0
8. „	9,0	40,0	49,0	50,5	41,0	9,5	15,0
9. „	13,0	45,0	58,0	58,0	43,0	15,0	16,5
10. „	17,0	34,5	51,5	47,5	31,5	16,0	17,0

ab; es ist von dem einen Blatte um 107°, von dem andern um 73° entfernt. — Den weiteren Fortgang lehrt der in Fig. 11, Taf. II, gezeichnete Scheitel. Hier sind die Glieder des letzten Wirtels einander einseitig um etwa 19° genähert, ihre Medianen weichen auf der einen Seite um 165°, auf der andern um 195° von einander ab. Der jüngste Blatthügel, mit dem die Spiral-Stellung beginnt, liegt in dem grösseren Zwischenraume, jedoch so, dass seine Mediane mit der des grösseren vorhergehenden Blattes einen Winkel von annähernd 78°, mit der des jüngeren dagegen einen solchen von 117° bildet. — Ganz ähnliche Verhältnisse weisen die in den Fig. 13, Taf. II, 11 und 17, Taf. III, abgebildeten Scheitel auf. Von ihnen ist es nur ein Schritt zu der Region mit völliger Schraubenstellung.

Wir gelangen damit zu einem weiteren Falle, in dem der Uebergang von der einen Stellung in die andere nicht in der eben beschriebenen Art vermittelt wird, sondern sprungweise stattfindet. Schon Fig. 19 auf Taf. X unserer Arbeit zeigte diesen Vorgang; ein ähnliches Bild giebt unsere neue Fig. 34, Taf. II. Die beiden äusseren Glieder sind noch ziemlich genau um 180° von einander entfernt, mit ihnen hört die Quirl-Stellung auf. Das nächstjüngere Blatt steht nicht mehr in der sich mit jenem Paare kreuzenden Ebene, sondern weicht davon um annähernd 25° ab; es ist von dem einen Blatte des Wirtels um 115°, von dem andern um 65° entfernt. Das nun folgende Glied bildet mit ihm einen Winkel von 149 oder rund 150° und fällt in die senkrecht zum letzten Quirle stehende Median-Ebene. Von ihm weicht das sich zunächst anschliessende um einen Winkel von etwa 125,5° ab, und mit diesem endlich bildet der jüngste Blatthügel einen Winkel von fast derselben Grösse, von 124,5°. Die Uebereinstimmung der beiden letzten Divergenzen deutet darauf hin, dass nun schon der constante Winkel erreicht ist, der fortan eingehalten werden würde.

Scheitel, wie der eben beschriebene, fanden sich noch mehrfach; im ganzen aber ist ihr Vorkommen weniger häufig, als das der zuerst erörterten.

Wie erwähnt, hat Schwendener die ganze Quirl- und Uebergangs-Region unberücksichtigt gelassen und lediglich Scheitel aus der Spiralregion untersucht. Zu dieser wenden wir uns jetzt.

In meiner früheren Untersuchung war ich zunächst bemüht, die Stellung der Blätter am entwickelten Sprosse zu bestimmen;

allein dies gelang nicht. Nun wurde versucht, den Divergenz-Winkel an Knospenquerschnitten festzustellen, jedoch ebenfalls ohne Erfolg. Wurden zarte Schnitte angefertigt, sodass man die Vorgänge am Vegetationspunkte beobachten konnte, dann waren die Querschnitte der älteren Blätter nicht in ihrer natürlichen Lage zu halten. Machte man dagegen dickere Schnitte, die den Ort der älteren Blätter festzustellen gestatteten, dann liessen sich die Umrisse der Scheitelglieder nicht genau erkennen. Wie meine Untersuchung ergab, hat die Achse bis zur Ansatzstelle des 11. bis 12. Blattes eine Länge von 0,8—1 mm. Da endlich die Messung der Divergenz an Scheiteln mit wenigen Anlagen ziemlich ungleiche Werthe lieferte, so verzichtete ich auf die fragliche Bestimmung, und zwar um so mehr, als für die Begründung meiner Ansicht über die Ursachen der Stellung der Blätter die Kenntniss des Divergenz-Bruches bedeutungslos war.

Was ich aus den angeführten Gründen nicht gab, das findet man nun in Schwendener's Arbeit, Knospenquerschnitte mit 8, 9 und selbst 11 Blattanlagen. Als ich seine Fig. 1, 3 und 4 zuerst betrachtete, entstanden Zweifel darüber, ob sie wirklich nach Scheiteln der *Linaria spuria* hergestellt seien. Da aber in der Arbeit angegeben ist, die Präparate entstammten dem von mir übersandten Materiale, so mussten diese Bedenken schwinden.

Um jedoch darüber klar zu werden, warum mich die Bilder Schwendener's so fremd anmutheten, beschloss ich, nunmehr ebenfalls Knospenquerschnitte mit einer grösseren Anzahl von Blättern zu untersuchen. Zur Ueberwindung der vorhin angegebenen Schwierigkeiten wurden Knospen in bekannter Art in Paraffin eingebettet und dann mit dem Mikrotom geschnitten. Gegen dieses Verfahren liesse sich vielleicht einwenden, dass die Blätter dadurch möglicher Weise, etwa durch Aus- oder Einwärtskrümmen oder durch seitliche Biegung, aus ihrer natürlichen Lage verschoben würden. Um diesem Einwande zu begegnen, wurde der Durchmesser der Knospen auf bestimmter Blatthöhe an lebenden, frisch präparirten Knospen gemessen. Dabei fand sich, dass die Gestalt der Blätter in der Knospe durch die Einbettung nicht oder doch so unbedeutend verändert wird, dass die Abweichung sich der Messung entzieht.

Von den erwähnten Knospenquerschnitten sind nun in unseren Fig. 22 und 23 auf Taf. III zwei möglichst genau durch Zeichnung wiedergegeben. Von dem in Fig. 22 dargestellten Scheitel ist ferner

in Fig. 24 bei stärkerer Vergrösserung ein zweiter Schnitt, jedoch ohne die vier äusseren Blätter, gezeichnet, der auf jenen nach unten folgte. Der Durchmesser des Vegetationspunktes entspricht annähernd dem in den Fig. 1—3 in Schwendener's Tafel. Man vergleiche nun seine Abbildungen mit den meinigen. Ich bin ausser Stande, sie in Einklang zu bringen. Die Form und Grösse der Blätter, ihr gegenseitiger Abstand in der Knospe, ganz besonders aber das Verhältniss zwischen dem Umfange des Vegetationspunktes und seinen älteren Producten sind in seinen und meinen Figuren beträchtlich verschieden. Bei einer Grösse des Scheitels, wie er in seiner Fig. 1 gegeben ist, müsste der Umfang eines Knospenquerschnittes mit 12 Blättern das Mehrfache des in der Abbildung dargestellten betragen. Leider giebt Schwendener die bei seinen Zeichnungen angewandten Vergrösserungen nicht an. Es würde mich interessiren, zu erfahren, in welcher Art seine Präparate hergestellt sind und welche Vergrösserungen seinen Figuren zu Grunde liegen.

So verschieden aber auch unsere Bilder sind, in einem Punkte stimmen sie, wenn auch nicht völlig, so doch fast überein. Schwendener giebt als Divergenz-Winkel $139\frac{1}{2}^0$ an. Ich finde, aus mehreren Messungen meiner Figuren abgeleitet, 140^0. Dies ist ein Werth, der wenig von $138\frac{6}{13}^0$, der $\frac{5}{13}$-Stellung, abweicht.

Eine andere Zahl ergab sich, als sieben Scheitel mit wenigen — 4 mit 4, 3 mit 3 — Blattanlagen untersucht wurden. Diese Objecte waren frisch präparirt, mit verdünnter Kalilösung aufgehellt und die Zeichnungen bei 170facher Vergrösserung hergestellt worden. Der Mittelwerth dieser 24 Divergenz-Winkel betrug $146{,}4^0$; als Minimum wurde 120^0, als Maximum 163^0 beobachtet. Der mittlere Winkel weicht um $2{,}4^0$ von der $\frac{2}{5}$-Divergenz ab, die aber am ausgewachsenen Sprosse nicht wahrgenommen wurde.

Die sämmtlichen Messungen weisen darauf hin, dass die Blätter am Laubsprosse unserer Pflanze in einem Verhältnisse stehen, das der Hauptreihe angehört. Welches genaue Verhältniss aber vorliegt, lässt sich mit Bestimmtheit auch heute noch nicht sagen.

Wie früher schon angedeutet, entwickeln sich die Blätter in der Spiralregion gleichförmiger, als in der Quirl-Region. Dieser Unterschied soll zunächst genauer festgestellt werden. Wir geben im nachfolgenden zwei, an verschieden starken Sprossen gewonnene, Reihen von Messungen, die mit dem jüngsten, eben messbaren

Gliede beginnen. Die erste Reihe wurde wieder von mir selbst, die zweite von Herrn Birlinger ausgeführt. Jene wurde an einer Hauptachse vorgenommen, an der auch die Blätter der Quirl-Region fast völlig erhalten waren; diese umfasst bloss Glieder aus der Spiralregion. In jener werden wieder nur die Gesammtlängen der Blätter, in dieser ausserdem auch die Länge der Fläche und des Stieles gesondert angegeben.

1. Spross[1]).

	Gesammtlänge des Blattes	Unterschied		Gesammtlänge des Blattes	Unterschied
1. Blatt	0,1		12. Blatt	11,0	
		0,1			3,5
2. „	0,2		13. „	14,5	
		0,16			0,5
3. „	0,36		14. „	15,0	
		0,27			4,5
4. „	0,63		15. „	19,5	
		0,12			3,0
5. „	0,75		16. „	22,5	
		0,75			3,0
6. „	1,5		17. „	25,5	
		0,25			0,5
7. „	1,75		18. „	26,0	
		1,75			0,0
8. „	3,5		19. „	26,0	
		0,75			— 1,0
9. „	4,25		20. „	25,0	
		1,25			9,5
10. „	5,5		21. „	34,5	
		1,5			— 0,5
11. „	7,0		22. „	34,0	
		4,0			6,0
12. „	11,0				

	Gesammtlänge der Blätter		Unterschied
1. Quirl	40,0	41,0	
			13,0
2. „	46,0	48,0	
			11,0
3. „	52,0	53,0	
			32,0
4. „	67,0	70,0	
			19,0
5. „	77,0	79,0	
			9,0
6. „	82,0	83,0	
			— 69
7. „	47,0	49,0	
8. „	Kotyledonen verwelkt		

1) Dieser Spross war ungewöhnlich kräftig entwickelt.

2. Spross.

	Länge des Stieles	Länge der Fläche	Gesammtlänge	Unterschied
1. Blatt	—	—	0,06	0,03
2. „	—	—	0,09	0,08
3. „	—	—	0,17	0,13
4. „	—	—	0,3	0,54
5. „	—	—	0,84	0,46
6. „	—	—	1,3	0,8
7. „	—	—	2,1	0,4
8. „	—	—	2,5	1,0
9. „	—	—	3,5	0,5
10. „	—	—	4,0	1,0
11. „	—	—	5,0	1,5
12. „	—	—	6,5	1,0
13. „	—	—	7,5	2,0
14. „	0,5	9,0	9,5	1,5
15. „	0,5	10,5	11,0	1,5
16. „	1,0	11,5	12,5	1,0
17. „	1,0	12,5	13,5	1,5
18. „	1,5	13,5	15,0	1,0
19. „	1,5	14,5	16,0	1,0
20. „	2,0	15,0	17,0	2,0
21. „	2,0	17,0	19,0	2,0
22. „	2,5	18,5	21,0	1,0
23. „	2,5	19,5	22,0	2,0
24. „	3,0	21,0	24,0	2,0
25. „	3,0	23,0	26,0	— 0,5
26. „	3,5	22,0	25,5	3,5
27. „	3,5	25,5	29,0	

(Fortsetzung der Tabelle.)

	Länge des Stieles	Länge der Fläche	Gesammtlänge	Unterschied
27. Blatt	3,5	25,5	29,0	
28. „	4,5	28,0	32,5	3,5
29. „	4,5	29,5	34,0	1,5
30. „	6,0	33,5	39,5	5,5
31. „	6,5	34,0	40,5	1,0
32. „	8,0	42,5	50,5	10,0
33. „	8,0	42,0	50,0	— 0,5
34. „	9,0	35,5	44,5	— 5,5
35. „	9,0	31,5	40,5	— 4,0

Die Vergleichung der beiden Reihen ergiebt anfangs eine verhältnissmässig grosse Uebereinstimmung. Die zweite Reihe beginnt mit einem jüngeren Gliede, als die erste, deren erstes Blatt etwa dem zweiten der zweiten Reihe entspricht. Später, etwa vom 14. Gliede an, ist in der ersten Reihe die Entwickelung rascher, als in der zweiten, ein Umstand, der offenbar damit zusammenhängt, dass dort in der betreffenden Zone die Spiral- in die Quirl-Stellung übergeht, während hier die sämmtlichen Glieder der reinen Spiralregion angehören.

In der ersten Reihe sind unter den Quirlen nur die echten Wirtel verstanden, deren Glieder auf genau oder annähernd gleicher Höhe stehen; die Blätter der Uebergangs-Zone sind zur Spiral-Stellung gerechnet. Aus der Länge der Glieder 17—22 erkennt man aber sofort die noch paarweise zusammengehörenden Blätter.

Vergleicht man die früher gegebenen beiden, an Sprossen mit Quirl-Stellung gewonnenen, Reihen mit den eben angeführten, so zeigen sich beträchtliche Unterschiede. Um diese anschaulich vorzuführen, wurden die beiden folgenden Tabellen zusammengestellt. In der ersten sind verglichen das erste Beispiel mit Quirl-, und das zweite mit Spiral-Stellung, in der zweiten das dritte mit Quirl- und das zweite mit Spiral-Stellung. Auf der linken Seite des Doppelstriches stehen die Glieder der aufeinander folgenden Quirle, rechts die entsprechenden Blätter der Spiralregion. In der Columne „Unterschied“ sind auf beiden Seiten die Unterschiede zwischen den aufeinander folgenden Paaren angegeben.

	Quirl-Region			Spiralregion			
	Unterschied	Gesammtlänge der Blätter		Gesammtlänge der Blätter		Unterschied	
1. Quirl		0,06	0,046	0,1	0,2		1. u. 2. Blatt
	1,394					0,69	
2. „		0,8	0,7	0,36	0,63		3. „ 4. „
	4,0					1,26	
3. „		3,0	2,5	0,75	1,5		5. „ 6. „
	24,0					3,0	
4. „		15,0	14,5	1,75	3,5		7. „ 8. „
	25,0					4,50	
5. „		27,5	27,0	4,25	5,5		9. „ 10. „
	14,5					8,25	
6. „		35,0	34,0	7,0	11,0		11. „ 12. „
	21,5					11,5	
7. „		46,0	44,5	14,5	15,0		13. „ 14. „
1. Quirl		0,1	0,05	0,06	0,09		1. u. 2. Blatt
	0,53					0,32	
2. „		0,39	0,29	0,17	0,3		3. „ 4. „
	1,52					1,67	
3. „		1,2	1,0	0,84	1,3		5. „ 6. „
	5,3					2,46	
4. „		4,0	3,5	2,1	2,5		7. „ 8. „
	15,0					2,9	
5. „		12,5	10,0	3,5	4,0		9. „ 10. „
	23,0					4,0	
6. „		23,5	22,0	5,0	6,5		11. „ 12. „
	39,0					5,5	
7. „		41,5	43,0	7,5	9,5		13. „ 14. „
	15,0					6,5	
8. „		49,0	50,5	11,0	12,5		15. „ 16. „
	16,5					4,5	
9. „		58,0	58,0	13,5	14,5		17. „ 18. „
	— 17,0					5,0	
10. „		51,5	47,5	16,0	17,0		19. „ 20. „

Aus diesen Tabellen geht näher hervor, was früher schon allgemein ausgesprochen wurde, und was für die scheitelständigen Glieder auch aus den Figuren erhellt. (Vergl. mit den Abbildungen der Quirle die der Spiralregion entnommenen Fig. 1, 2, 3 und 5, Taf. III). In der Quirl-Region geschieht die Entwickelung der Blätter sprungweise, in der Spiralregion mehr gleichförmig; dort wachsen die einmal angelegten Glieder rasch, hier langsamer. Die Unterschiede zwischen den entsprechenden Gliedern der beiden Regionen sind anfangs gering, erreichen dann eine bedeutende Grösse und nehmen später wieder ab. Sie treten am deutlichsten hervor, wenn man die Längen der zusammengehörenden zwei Glieder addirt und dann vergleicht. Das Maximum der Verschiedenheit zeigen in der ersten Tabelle der 4. und 5. Quirl und die entsprechenden

Glieder der Spiralregion, in der zweiten der 7. Wirtel und die zugehörigen Blätter der spiraligen Ordnung.

Die gewonnenen Erfahrungen lehren also, dass in der Quirl- und Spiralregion verschiedene Gesetze der Entwickelung der Blätter herrschen. Die grosse Wachsthums-Curve, die aus unseren Zahlen deutlich hervortritt, hat in den beiden Regionen ganz verschiedenen Verlauf, eine Thatsache, die um so mehr auffällt, wenn man bedenkt, dass die Glieder in den beiden Regionen, besonders in der Uebergangs-Zone, sich äusserlich in allen Punkten gleichen. Ob und in wie weit die hier gewonnenen Thatsachen eine Verallgemeinerung zulassen, wird eine vergleichende Untersuchung, die in Angriff genommen ist, lehren.

An das Mitgetheilte knüpft sich zunächst die Frage, ob die Blätter sich in den verschiedenen Regionen nicht schon in ihrer ersten Anlage von einander unterscheiden lassen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die Vergleichung der in unseren Figuren abgebildeten Scheitel aus der oberen Quirl-Region, Fig. 4, 16, Taf. II, Fig. 20, Taf. III, mit den der Spiralregion entnommenen, Fig. 2, 10, 14, Taf. III, lässt darüber keinen Zweifel. Die Blatthügel entstehen in einiger Entfernung vom Mittelpunkte unterhalb des Scheitels, über den sie sich dann rasch erheben. Wie sich dabei der Vegetationspunkt in den beiden verschiedenen Regionen verhält, wird uns noch beschäftigen.

Wenden wir uns nun zu der Contact-Frage. Es seien zunächst die Aeusserungen Schwendener's in den Hauptpunkten wörtlich angeführt.

Zu seiner Fig. 1 bemerkt er: „so ergiebt sich z. B. in Fig. 1 ein wahrscheinlicher Contact der Blattanlage 9 mit 6 und 7, also auf der Dreier- und Zweierlinie, sowie ferner der Anlage 10 mit 7 und 8 und der Anlage 11 mit 8 und 9. Dabei ist wohl zu beachten, dass die axillaren Blüthenanlagen, wo solche vorhanden sind, gemeinsam mit dem zugehörigen Tragblatte als Contactkörper fungiren. Man wird in diesem Falle mit der Möglichkeit zu rechnen haben, dass auch auf der Fünferlinie, so z. B. zwischen 6 und 11, und ebenso zwischen 4 und 9 eine Zeit lang Contact besteht“.

Zu Fig. 3 wird angegeben, dass „der Contact zwischen den jüngeren Anlagen auf der Zweier- und Dreierlinie zum mindesten als wahrscheinlich und in Folge Hinzutretens von Blüthenknospen auch auf der Fünferlinie als möglich zu bezeichnen ist“.

Es werden sodann die Längenschnitte besprochen. In Fig. 7 ist der Abstand zwischen Blatt 6 und 9 so gering, „dass die Annahme eines ursprünglichen Contactes durchaus gerechtfertigt erscheint. Dasselbe gilt von der Zweierzeile 6, 8, 10 u. s. w.“ Zu den Blättern 10 und 7 in Fig. 7 wird bemerkt: „Auch hier ist die Annahme eines vorhanden gewesenen oder noch vorhandenen Contactes sehr naheliegend“.

Ueber die Contact-Verhältnisse in Fig. 8 werden nur Vermuthungen geäussert. Zum Schlusse wird Fig. 2 erörtert. „In Fig. 2 verdient namentlich das Verhältniss zwischen dem zugekehrten Blatt 7 nebst Axillarknospe und der schwach vorgewölbten Anlage 10 hervorgehoben zu werden. Hier ist ein Anschluss in meinem Sinne kaum zu bezweifeln. Ausserdem zeigt die Figur, dass zwischen 7 und 2 auch auf der Fünferzeile noch nahezu Contact besteht“.

Dies sind die Beobachtungen, auf Grund deren meine Angaben für unhaltbar erklärt werden. Richtig sei nur „dass die ursprünglichen Beziehungen durch die Streckung der Internodien frühzeitig gestört werden. Und mit Rücksicht darauf scheint mir diese Pflanze zur Beurtheilung von Blattstellungsfragen ein wenig geeignetes Object zu sein“.

Wie der Wortlaut der oben vorgeführten Angaben zeigt, sieht Schwendener den Contact thatsächlich nirgends, er rechnet nur mit Möglichkeiten und Wahrscheinlichkeiten, die aber, was kaum gesagt zu werden braucht, in mechanischen Dingen nicht ausreichen.

Da ich aus dem Texte Schwendener's und seinen Abbildungen nicht mit Bestimmtheit zu entnehmen vermag, was er in den einzelnen Fällen unter Contact versteht, ob wirkliche Berührung der Glieder oder Anschluss der Felder, so haben wir die Sache nach beiden Seiten zu prüfen.

Die Untersuchung des Scheitels unserer Pflanze bietet geringe Schwierigkeit. Er ist verhältnissmässig gross und lässt sich leicht frei präpariren und in die verschiedenen Lagen bringen. Genaue Orientirung aber gestatten nur Vegetationspunkte mit wenigen Blättern. Die Internodien strecken sich so rasch, dass, wie früher angegeben, das 12. Batt 0,8—1 mm tief unterhalb der Scheitelmitte steht.

Betrachten wir nun zunächst den Scheitel in der Längenansicht. In den Fig. 1, 2, 3 u. 5, Taf. III, sind fünf Bilder zur Orientirung gegeben, die kurz erläutert werden sollen.

Fig. 1 zeigt einen Scheitel mit 6 Blättern bei 80facher und Fig. 2 denselben Scheitel ohne das älteste Blatt, das schon 0,9 mm lang ist, bei 170facher Vergrösserung. Wie man sieht, liegt das jüngste Blatt, 6, links in seiner Median-Ebene horizontal; das nächst ältere, 5, rechts auf der Vorderseite; das folgende, 4, im Hintergrunde ziemlich genau in der Mitte; das nächste, 3, auf der linken Seite, mit seiner rechten Hälfte vorn übergreifend; das zweite endlich auf der rechten Seite, stark nach unten übergreifend.

An dem in Fig. 3 gezeichneten Scheitel steht das jüngste Blatt vorn auf der linken Seite, das folgende, 3, rechts nach unten übergreifend; das dritte links nach unten übergreifend, und das vierte rechts, stark nach vorn übergreifend.

Der dritte Scheitel, Fig. 5, hat sein jüngstes Blatt, 6, rechts auf der Hinterseite; sein zweites, 5, links auf der Hinterseite, sein drittes, 7, rechts auf der Vorderseite, sein viertes, 3, links auf der Hinterseite; das folgende, 2, links auf der Vorderseite, und das älteste endlich, 1, rechts, mit seiner Mediane annähernd horizontal liegend.

Bei der Auswahl der hier wiederzugebenden Scheitelzeichnungen wurde darauf geachtet, dass das jüngste Blatt dem Beschauer gegenüber verschiedene Orte einnimmt. Auf die freie Stellung dieses Gliedes in Fig. 3 und die des zweiten Blattes in Fig. 2 sei besonders hingewiesen.

Aus einem ähnlichen Bilde, wie es unsere Fig. 5 in den Anlagen 1 und 4, diese mit ihrem Achsel-Producte, gewährt, glaubt Schwendener bestimmt auf Contact schliessen zu können. Um jede irrthümliche Deutung unserer Figur auszuschliessen, sei bemerkt, dass die fraglichen beiden Anlagen an der paraboloidischen Oberfläche, die der Vegetationspunkt hier hat, weit von einander entfernt lagen; die eine war schräg nach oben, die andere schräg nach unten gerichtet.

Mit diesen Bildern vergleiche man die Ansichten des Scheitels von oben: Fig. 7, 9, 10, 23, Taf. II, Fig. 13, Taf. III. Jede neue Blattanlage entsteht in etwa 140° Entfernung von der letzten und zwar mit verhältnissmässig grossem, durch unsere früher gegebenen Zahlen näher bestimmtem Entwickelungsabstande.

Ein vergleichender Blick auf die Scheitel- und Längenansicht lehrt nun ohne weiteres, dass ein wirklicher Contact, eine Berührung der Glieder, nirgends stattfindet; alle stehen so locker und

weit von einander entfernt, dass von Druck des einen auf das andere gar nicht die Rede sein kann.

Schwendener bemerkt, dass man, wo Achselknospen vorhanden, diese gemeinsam mit dem Tragblatte als Contact-Körper aufzufassen habe. Allein diese Körper stehen, sobald sie als solche ihrem Umfange nach in Betracht kommen könnten, so tief unter dem Scheitel, dass sie ausser Stande sind, die Vorgänge an diesem zu beeinflussen. Wie soll die Achselknospe des Blattes 2 Fig. 2, Taf. III, einen Druck auf über ihr stehende Organe ausüben? Und ebensowenig wie in der Spiralregion üben die jungen Glieder in der Quirl-Region einen Druck auf einander aus. Ein Blick auf unsere Figuren genügt, um hiervon zu überzeugen.

Da also wirklicher Contact der Glieder nicht vorhanden ist, so bleibt zu untersuchen, ob die Areae der Anlagen sich berühren. Die Glieder in dieser Region entstehen, wie früher angegeben, etwa 140° von einander entfernt, und ihre Internodien strecken sich sehr rasch. Ich habe mich nun oft und ernstlich bemüht, das Bild der Area einer jungen Anlage zu gewinnen, immer aber vergebens. Auch führte es nicht zum Ziele, wenn die Achselsprosse als Contact-Körper ihren Tragblättern zugetheilt wurden. Mit Schwendener stimme ich also insofern überein, dass auch ich den Contact und Anschluss der Glieder nicht wahrnehme, weiche aber darin von ihm ab, dass ich hier mit Wahrscheinlichkeiten und Möglichkeiten nicht zu rechnen vermag. Was ich sehe, sind Zeilen, nicht aber Contact-Zeilen. Die bei Schwendener wiederholt vorkommende Berufung auf einen vielleicht ursprünglich vorhandenen Contact scheint mir nicht zulässig zu sein, da man die Entwickelungsvorgänge unschwer übersehen kann.

Aber nehmen wir einmal an, der Anschluss sei als Möglichkeit zuzugeben, so wären damit die Schwierigkeiten, die der Theorie im Wege stehen, keineswegs überwunden. Der Spross hat nicht nur eine Spiral-, sondern auch eine Quirl- und Uebergangs-Region, und die Theorie muss sich in allen drei Regionen bewähren. Sehen wir uns nunmehr die Dinge von dieser Forderung aus an und treten damit der Anschlussfrage überhaupt näher, als es bisher geschah.

Was die Schwierigkeiten anbelangt, die der Erklärung durch Areae im allgemeinen im Wege stehen, so brauche ich hier nicht darauf einzugehen. Es sei auf die sorgfältigen Untersuchungen

Winkler's[1]) verwiesen. Für unseren besonderen Fall schicken wir nur Folgendes voraus.

Nach Schwendener entspricht, wir wiederholen es, jeder Anlage „eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwicklungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls vollkommen beanspruchen". Das heisst, die Bedingungen, welche die Entstehung einer Anlage an einem bestimmten Punkte bewirken, hemmen die Bildung einer weiteren Anlage auf ihrem ganzen Felde, auch zu der Zeit schon, in der dieses noch nicht ausgefüllt ist. Für die geometrische Betrachtung empfiehlt es sich, diese hemmende Wirkung vom Mittelpunkte der Anlage ausgehend zu denken.

Wie früher mitgetheilt, entstehen an der Hauptachse die ersten Blattanlagen der Quirl-Region dicht vor einander, sodass der Scheitel nur eine schmale Furche bildet. Will man den Blatthügeln Areae zuschreiben, so berühren sich diese also seitlich rechts und links, und, was wohl zu beachten ist, auch völlig oder fast völlig auf ihren Innenseiten[2]). Dieses Verhältniss ändert sich aber. In den späteren Quirlen bleibt der Scheitel als gewölbte Kuppe erhalten und die Blätter entstehen als seitliche Wölbungen in nicht unbeträchtlicher medianer Entfernung von einander (Fig. 16, Taf. II). Die Blattanlagen sind jetzt auf beiden Seiten durch Zwischenräume getrennt. Wir können aber nicht umhin anzunehmen, dass die von den Mittelpunkten der Areae ausgehende Wirkung sich anfänglich zu beiden Seiten über diese Räume ausdehne; denn geschähe dies nicht, dann müssten sich hier ja der Theorie nach alsbald zwei weitere Anlagen bilden. — Wächst nun der Scheitel an Umfang und nehmen die Basen der letzten Anlage nicht in proportionaler Weise zu, so entstehen Räume, über die sich die hemmende Wirkung jener Mittelpunkte nicht mehr erstreckt, und in Folge dessen treten zwischen und über diesen zwei neue Anlagen auf.

Hat der Scheitel die Form einer Kuppe angenommen, dann kann man durch die Mittelpunkte der Anlagen auf der Höhe ihrer oberen Ansatzstellen einen Kreis gelegt denken, und sonach sagen,

1) H. Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, I. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, Leipzig, 1901, p. 1 ff.

2) Ganz nebenher sei darauf hingewiesen, dass die Annahme, nur eine ringförmige Zone des Scheitels sei zur Blattbildung geeignet, hier thatsächlich nicht zutrifft.

die hemmende Wirkung einer jüngsten Anlage erstrecke sich nach rechts und links auf je 90°. Es ist dabei nebensächlich, ob die Linie wirklich ein Kreis oder eine Ellipse mit geringem Unterschiede der Hauptdurchmesser ist.

Die Entstehung der Quirle in der unteren und oberen Region lässt sich nach dem Angeführten nur dann mit der Theorie der Areae vereinigen, wenn man annimmt, dass der Umfang der Felder in den beiden Regionen verschieden, dass er in der unteren kleiner, in der oberen grösser sei. Die grössere Area bleibt nun durch mehrere Quirle erhalten; dann ändert sich das Verhältniss, es beginnt die Spiral-Stellung. Wir fassen zunächst den zweiten der früher beschriebenen Fälle ins Auge; vergl. unsere schon 1898 gegebene Fig. 19, Taf. X, und die neue Fig. 34, Taf. II. Diese zeigen, wie die Wirtelstellung plötzlich verlassen wird. Das Blatt in der zuletzt genannten Abbildung weicht nicht um 90° von den beiden vorhergehenden ab, sondern von dem einen um 115°, von dem andern um 65°. Die beiden Areae des letzten Quirles sind also ungleich geworden; die Wirkung erstreckt sich auf der rechten Seite beim unteren Blatte, auf die Mittelpunkte bezogen, über 115°, beim oberen nur über 65°. Das nun sich anschliessende Blatt 3 weicht von 2 auf der oberen Seite um 49°, auf der unteren Seite um 211° ab; die Wirkung der Anlage 2 reicht also auf der einen Seite des Scheitels über einen kleineren Theil des Kreisumfanges, als auf der anderen. Das Verhältniss der Anlage 3 zu den beiden älteren 1a und 1b ist wieder das frühere, es weicht von ihnen um je 90° ab.

Man vergleiche ferner den seltenen Fall, in dem das erste Blatt des sich eben auflösenden Quirls noch normale Stellung hat, Fig. 33, Taf. II, das jüngere aber von dem einen älteren um etwa 110°, von dem anderen nur um 70° abweicht.

Damit kommen wir zu der ersten Form des Ueberganges, in der die Glieder des letzten Quirles nicht mehr um 180° von einander entfernt, sondern einseitig etwas genähert sind. Hier bildet sich, soweit ich gesehen, ausnahmslos das erste Blatt der Spirale über der grösseren Lücke dem einen Blatte zugewandt (Fig. 11, 12, Taf. III). Das folgende Glied entsteht dann über der kleineren Lücke. Alles weitere braucht nicht ausgeführt zu werden.

Bei diesem Uebergange ist noch besonders auf den Umstand hinzuweisen, dass, wenn die Quirle des letzten Wirtels ungleich gross sind, die neue Anlage stets der grösseren genähert ist. Nach

der Theorie der Areae sollte dies nicht der Fall, die Anlage vielmehr dem kleineren Blatte zugewandt sein.

Was veranlasst nun diesen Wechsel in der Stellung der Glieder? Was vor allem bewirkt die Abweichung des ersten Gliedes, das die Spiral-Stellung einleitet? Nach der Anschluss-Theorie lässt sich dies nur dann erklären, wenn man annimmt, dass der Umfang der Wirkungs-Sphäre einer Blattanlage veränderlich ist. Es gelten bei diesem Uebergange von einer Stellung in die andere dieselben Erwägungen, die ich für die Erklärung der Uebergänge an den Scheiteln der *Phyllocactus*-Arten und des *Lepismium* anstellte. Nur wenn man die Hülfs-Hypothese macht, dass bei sonst constanten räumlichen Verhältnissen die Grösse der Areae wechseln kann und dass diese ferner asymmetrische Gestalt annehmen können, lassen sich diese Thatsachen mit der Anschluss-Theorie in Einklang bringen.

Noch einem Einwande ist zu begegnen. Man könnte fragen, ob thatsächlich Scheitel und Blattanlagen in der Spiralregion nicht andere relative Grössenverhältnisse aufweisen, als in der oberen Quirl-Region, und ob nicht darauf die Verschiedenheit in der Blattstellung zurückzuführen sei. Auf den ersten Blick scheint der Scheitel in der Spiralregion in der That gewölbter zu sein, als in jener Quirl-Region (vergl. Fig. 24, Taf. II, und Fig. 17, Taf. III). Betrachtet man aber die Form der Kuppe näher, besonders zu der Zeit, in der eben ein neuer Blatthügel entsteht, so ergiebt sich, dass der centrale Theil des Scheitels in den beiden Regionen denselben Bau hat (vergl. die verschiedenen Figuren, besonders Fig. 14 und 20, Taf. III). Zumal die Untersuchung der Uebergangs-Region lässt keinen Zweifel darüber, dass dem Wechsel in der Blattstellung keine Veränderung des Scheitels und ebensowenig eine Veränderung in der Grösse der Blatthügel voraufgeht (vergl. Fig. 12, 14, Taf. II, und Fig. 12, Taf. III).

Ganz davon abgesehen aber lehren uns die untere und obere Wirtel-Region, dass an ganz verschieden gebauten Scheiteln dieselbe Blattstellung verursacht werden kann.

Wir sind somit genöthigt, der Blatt-Area in den verschiedenen Regionen sehr verschiedene Grösse zuzuschreiben, zunächst eine kleine in der unteren, eine grössere, überhaupt die grösste, in der oberen Quirl-Region, dann eine kleinere und dabei asymmetrisch gestaltete in der Uebergangs-Zone und endlich eine annähernd constante und besondere in der Spiralregion; im ganzen also für dieselbe Blattanlage wenigstens vier verschiedene Grössen.

Macht man aber die Annahme, dass solche Verschiedenheit der Entwickelungsfelder möglich sei, dann taucht alsbald die weitere Frage auf: welche Ursachen bewirken die stufenweise Veränderung jener Wirkungs-Sphären, der Gestalt der Areae? Diese Ursachen sind dann das Entscheidende für die Stellung; ihnen nachzugehen, ist die neue Aufgabe; die Anschluss-Theorie verliert damit ihre Bedeutung als Erklärungsmittel.

Die hier beschriebene verschiedene Entstehung der Quirle an der Hauptachse bildet keine vereinzelte Thatsache. Bei den Linarien, besonders den verwandten Arten, kommt sie höchst wahrscheinlich vor, sicher ferner bei *Antirrhinum majus*. Unsere Fig. 22 u. 25, Taf. II, stellen zwei Scheitel mit annähernd gleich grossen Blättern dar, der erste ein dritter, der zweite ein sechster Quirl. Fig. 15, Taf. III, giebt dazu noch die erste Anlage der Blatthügel im sechsten Quirl. Zu beachten ist, dass auch hier die Achselsprosse ihre Quirle von Beginn an unterhalb des Scheitels erzeugen und dass dieser stets erhalten bleibt.

In Schwendener's gegen Winkler gerichteter Schrift[1]) findet sich ein Passus, der auch mich anzugehen scheint, und den ich deshalb nicht glaube mit Stillschweigen übergehen zu sollen. Die Stelle lautet:

„Es erscheint mir indessen nicht ganz überflüssig, noch einen Blick auf die Methode zu werfen, welche meine Tübinger Fachcollegen in ihrer Kritik befolgen. Wie schon oben erwähnt, hatte ich mir die Aufgabe gestellt, eine mechanische Erklärung zu finden für die in vielen Fällen so auffallende Annäherung der Divergenzen an den Grenzwerth der gegebenen Reihe. Es ergab sich, dass bald die seitliche Verschiebung nach dem Dachstuhlprincip, bald die relative Grössenabnahme der Organe, bald auch das Zusammenwirken beider Vorgänge die fraglichen Stellungsänderungen herbeiführt. In welchem Maasse der eine oder der andere Factor in einem bestimmten Falle betheiligt ist, konnte nur durch Beobachtung entschieden werden. Und selbstverständlich war ich hierbei auf solche Organsysteme angewiesen, bei denen entweder die Dachstuhlverschiebung oder das Kleinerwerden der Organe oder beides zu beobachten war.

---

1) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsber. d. Königl. preuss. Akad. d. Wissensch., XXV, Berlin 1901, p. 561 bezw. 6.

Man sollte nun meinen, es wäre für meine Kritiker angezeigt gewesen, für die Nachprüfung dieselben oder doch ähnliche Objecte zu wählen. Das geschah aber nicht. Sie berichten bloss über Beobachtungen an Laubsprossen von *Linaria, Anagallis, Antirrhinum* u. s. w., bei welchen Stellungsänderungen durch Dachstuhl-Verschiebung oder durch Kleinerwerden der Organe gar nicht vorkommen. Die Hauptfrage blieb also ausser Betracht. Das ist eine eigenthümliche Methode, die im wesentlichen darauf hinausläuft, Vorkommnisse zu bestreiten, die man nicht selbst gesehen hat und auch nicht sehen wollte."

Ich gestehe, dass mich diese in den letzten Worten an's Persönliche streifende Bemerkung überrascht hat[1]). Wie wiederholt hervorgehoben, umfasst die Theorie Schwendener's zwei Dinge: erstens den Versuch, die Blattstellungsverhältnisse durch seitliche Verschiebung nach dem Dachstuhlprincip oder durch relative Grössenabnahme der Organe zu erklären; zweitens die Uebertragung der hierbei gewonnenen Vorstellungen auf die primäre Anlage der Glieder am Scheitel, die Annahme, dass der für die weiter entwickelten Glieder beobachtete oder angenommene Contact auch für die Areae der jüngsten Glieder gelte.

Schwendener verlegt nun den Schwerpunkt in den ersten Theil seiner Theorie, und verlangt, dass, wer sich mit dem zweiten Theile befassen wolle, sich auch auf den ersten einlassen und sich ferner an die von ihm bevorzugten Untersuchungs-Objecte halten solle. Dieses Verlangen ist unbegründet.

Abweichend von Schwendener legte ich früher und lege ich heute noch den Nachdruck auf die primären Vorgänge am Scheitel, auf die Frage, ob der Ort der jüngsten Glieder vor allem Contact durch innere oder äussere Ursachen gesetzmässig bestimmt wird oder nicht. Wer diese Frage beantworten will, hat sich lediglich an die Untersuchung des Scheitels zu halten und jede Theorie zunächst bei Seite zu lassen. Lautet die Antwort bejahend, so ist dem später etwa eintretenden Contact der Organe und seinem Einflusse auf deren Stellung nur secundäre Bedeutung zuzuschreiben. Das Dachstuhlprincip, und was damit zusammenhängt, kann dann höchstens für eine bestimmte Klasse von Stellungsverhältnissen in Betracht kommen.

---

1) Es ist zu bedauern, dass Schwendener in seiner Erwiderung auf Winkler's Abhandlung den Boden des rein Sachlichen verlassen hat. Noch niemals haben persönliche Erörterungen wissenschaftliche Fragen entschieden.

Von diesem Gesichtspunkte ging ich vor einigen Jahren aus, als ich versuchte, auf experimentellem Wege der Lösung des Problems näher zu treten[1]). Die bei dieser Untersuchung an den Cacteen gewonnenen Ergebnisse widersprachen den Annahmen Hofmeister's und Schwendener's. Sie bejahen die eben bezeichnete Frage und zeigen, dass die Anschluss-Theorie hier nur unter Voraussetzungen gilt, die sie geradezu beseitigen. Schwendener[2]) hat hierauf erklärt, dass diese Fälle eigentlich nicht ins Gebiet der Blattstellung, sondern in das Kapitel über den Einfluss äusserer Bedingungen auf Gestaltungsvorgänge gehörten. Wohin man die Thatsachen stellt, scheint mir gleichgültig zu sein. Gewiss ist aber, dass jene Cacteen einen gewölbten Sprossscheitel haben, an dem ihre Blätter entstehen, und dass die histologischen Vorgänge sich hierbei abspielen, wie bei anderen Pflanzen. Das genügt für die uns hier beschäftigenden Fragen.

Die bei den Cacteen über die Bedeutung des Anschlusses gewonnenen Erfahrungen fand ich bestätigt bei der Untersuchung der Sprosse der *Linaria spuria*; sie gelten ferner, wie Winkler bewiesen hat, für eine beträchtliche Anzahl verschiedener anderer Pflanzen von gewöhnlichem Habitus. Es sei deshalb noch einmal auf seine Arbeit und die verschiedenen darin citirten Angaben anderer Autoren verwiesen.

Was endlich das Verlangen Schwendener's nach einer bestimmten Wahl der Untersuchungs-Objecte anlangt, so erledigt sich dies zwar schon durch das eben Gesagte, doch sei noch folgendes beigefügt. In ihrer ursprünglichen Form hatte die Theorie Schwendener's allgemeinen Charakter[3]), wie ihn eine mechanische Theorie nothwendiger Weise haben muss. Sie muss ihrer Natur nach alle Fälle umfassen. Ausnahmen kann sie nur dann gestatten, wenn diese lediglich scheinbar sind und sich bei näherer Untersuchung als Bestätigung der Theorie ergeben. Die Wahl der Objecte kann daher keiner Beschränkung unterliegen.

Mir schien und scheint es nun richtiger zu sein, zur Entscheidung der Hauptfrage ganz einfache Objecte zu verwenden, an denen man die Entstehung der einzelnen Glieder leicht verfolgen

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, Berlin 1894, p. 438 ff.

2) S. Schwendener, Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsber. d. Berl. Akad., Jahrg. 1895, p. 654.

3) Wie schon der Titel der Arbeit verräth. Er lautet: „Mechanische Theorie der Blattstellungen", nicht etwa einer bestimmten Klasse von Stellungen.

kann. Besonderer Werth ist solchen Objecten beizulegen, die verschiedene Stellungen an demselben Sprosse aufweisen, und an denen sich der Uebergang von der einen Stellung in die andere sicher feststellen lässt. Die Uebergänge bilden einen der wichtigsten Prüfsteine für jede Theorie. Solche Objecte bieten die alaten Cacteen und unsere Scrophulariaceen. Wie wir gesehen, bewährt sich an ihnen die Theorie Schwendener's nicht.

Damit wenden wir uns zum Blüthensprosse.

b) Der Blüthenspross.

Von meinen gegen Schumann's Darstellung erhobenen Einwänden erwähnt Schwendener, wie schon anfangs betont, des wichtigsten, der Anomalien, mit keinem Worte. Indem er an die bekannte Stellung des Deckblattes, der Vorblätter und ersten Kelchblätter zahlreicher dicotyler Blüthen erinnert, sucth er die bei den Linarien normal vorkommenden besonderen Verhältnisse, vor allem das Fehlen der Vorblätter, auf die allgemeine Regel zurückzuführen. Da nach seiner Meinung das Fehlschlagen dieser Glieder keine Stellungsänderungen bewirkt, so nimmt er zur Erklärung an, „dass die entsprechenden Stellen am Mutterorgan nicht mehr organbildend wirken können, und folglich nur noch als passive Hindernisse, gleichsam als „Ausweichsteine", in Betracht kommen" [1]).

Weiter heisst es dann: „Aus den im Vorhergehenden bezeichneten Thatsachen folgt nun drittens, dass Vöchting offenbar etwas zu weit geht, wenn er sagt, der junge Blüthenspross stehe zu der Zeit, wo er das erste Kelchblatt bildet, ringsum frei in der Blattachsel. Selbst angenommen, diese Angabe sei nach dem unmittelbaren Eindruck des mikroskopischen Bildes begründet, so müsste sie doch bedeutungslos erscheinen gegenüber der Thatsache, dass um diese Zeit der ersten Blätter am Blüthenspross noch Analogie mit den vegetativen Seitentrieben bereits vorgezeichnet ist. Und für die letzten lassen sich die von mir hervorgehobenen mechanischen Momente nicht in Abrede stellen."

Als Antwort hierauf führe ich zunächst noch einmal die Entwickelung des Laub- und Blüthensprosses kurz vor Augen.

Der Achselspross entsteht als kleiner Hügel an der Achse über der Mitte des Tragblattes Fig. 4, 19, 18, Taf. III. Bei seiner weiteren

1) S. Schwendener, Ueber die Contactverhältnisse u. s. w., p. 98 bezw. 6.

Entwickelung gelangt er rasch in die eigentliche Blattachsel Fig. 16, Taf. III, und nimmt dabei in seinem grössten Querschnitte den Umriss einer Ellipse an, deren grosser Durchmesser senkrecht zur Blatt-Mediane gerichtet ist. Diese Form rührt aber nicht etwa vom Contact des Tragblattes und der Achse her; denn der Hügel steht völlig frei in der Blattachsel. — Soll nun aus der Anlage ein Laubspross werden, so erzeugt sie an den beiden schmalen Enden der Ellipse zwei Hügel, die beiden Vorblätter. Darauf bildet der Scheitel in der Richtung der Mediane des Deckblattes zwei weitere Glieder, denen sich die folgenden Paare in decussirter Ordnung anschliessen.

Gestaltet sich die Anlage dagegen zur Blüthe, dann unterbleibt die Bildung der Vorblätter, obwohl man sie nach der Gestalt der Ellipse erwarten dürfte. Nun entsteht zuerst an der der Achse zugewandten breiten Seite das innere Kelchblatt, dem sich die zwei hinteren seitlichen anschliessen und diesen wieder die beiden vorderen seitlichen.

Ob die Annahme von „Ausweichsteinen“ berechtigt ist, lasse ich dahingestellt. Dagegen spricht die Thatsache, dass ich unter den vielen Tausenden von normalen Blüthen, die zu statistischen Zwecken untersucht wurden, niemals Vorblätter beobachtet habe. Wären sie als reducirte Anlagen vorhanden, etwa als kleine Zellengruppen, so dürfte man erwarten, dass sie sich hier und da ausbilden.

Sehen wir von dem elliptischen Umrisse der Sprossanlage ab, so ist also die weitere Entwickelung des Laub- und Blüthensprosses gänzlich verschieden. Die Analogie, von der Schwendener spricht, ist nicht vorhanden. Führten die Blüthenanlagen in der That Vorblätter in der Gestalt von „Ausweichsteinen“, dann müsste nach Analogie des Laubsprosses zuerst hinten und vorn je ein Kelchblatt entstehen. Dies geschieht aber nicht. Es bildet sich erst das hintere und darnach treten von innen nach aussen die beiden seitlichen Paare hervor, diese also an Orten, an denen sie jener „Ausweichsteine“ wegen nicht entstehen könnten.

Schwendener hat Zweifel über die Richtigkeit meiner Angabe geäussert, dass die Sprossanlage zu der Zeit, wo die ersten Blätter erzeugt werden, völlig in der Blattachsel stehe. Dem gegenüber füge ich meiner früher gegebenen Abbildung einige weitere bei.

Zunächst giebt es Fälle, in denen der Raum in der Achsel sehr weit ist, wo man die freie Stellung der Blüthe bei jeder Ein-

stellung gewahren kann; so in den Beispielen, die unsere Fig. 6, 7 und 21, Taf. III, geben. Dann kommen solche vor, in denen der Raum enger ist, wie in den Fig. 8 und 9, Taf. III, dargestellten; die genaue Untersuchung, besonders der medianen Region, beseitigt auch hier jeden Zweifel; doch können solche Objecte bei oberer und unterer Einstellung zu Täuschungen führen. Endlich mag es geschehen, dass auch einmal die Anlage innen oder aussen die Stengel- oder Blattoberfläche berührt; das Variationsprincip lässt dies mit Bestimmtheit erwarten.

An den älteren Anlagen beobachtet man zwischen Knospe und Tragblatt gewöhnlich Haarbildungen, die aber auch völlig fehlen können. Dass sie, wo vorhanden, die Entwickelung der Organe an der Knospe nicht beeinflussen können, lehrt ihre ganze Beschaffenheit ohne weiteres. Auch kann man in einzelnen Fällen aus den mikroskopischen Bildern ersehen, dass sie von den jungen eben hervortretenden Blatthügeln zur Seite gebogen werden.

Die ganze Beweisführung Schwendener's ist sonach nicht zutreffend.

Für Schwendener besteht über den Contact der inneren Organe der Blüthe kein Zweifel; eine Abbildung, Fig. 6, Taf. III, soll zeigen, wie Kelch- und Blumenblätter sich aneinander schmiegen. Ein Blick auf diese Figur lehrt, dass das Object schief lag. Das linke innere seitliche Kelchblatt hat eine Ausbuchtung, die dem gegenüber liegenden rechten fehlt. Dieser entsprechend ist die Blüthenachse, an der eben die Blumenblätter entstehen, eingebuchtet, das Ganze asymmetrisch gestaltet. Diese Figur soll den Beweis für den Contact geben! — Erneute Untersuchung hat an meinem früher gewonnenen Urtheile nichts geändert; ich brauche daher auch meiner Darstellung nichts hinzuzufügen[1]). Doch dürfte eine allgemeine Bemerkung über den Druck wachsender Organe auf einander am Platze sein.

Ich habe die Behauptung aufgestellt[2]), dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert. Wie mir scheint, versteht sich dies von

1) Hinsichtlich der räumlichen Verhältnisse in den Blüthenanlagen der übrigen Scrophulariaceen wolle man die Arbeit F. Muth's vergleichen: Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüthe. Beitr. z. wiss. Botan., herausgeg. von Fünfstück, Bd. III, Stuttgart 1899, p. 248 ff.

2) H. Vöchting, Ueber Blüthen-Anomalien u. s. w., p. 457. — Vergl. ferner die Erörterung des Gegenstandes in Winkler's Arbeit, p. 47.

selbst. Von Schwendener[1]) erfahre ich nun, dass meine Ansicht nicht zutreffe. „Der Vöchting'sche Satz „„dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Contact liefert““, auf den Winkler mit besonderem Nachdruck hinweist, hat für turgescente wachsende Organe keine Geltung. Diese drücken sich zum mindesten mit ihrer Turgorkraft, die beispielsweise bei einer mittleren Höhe von 5 Atmosphären 50 g pro Quadratmillimeter beträgt. Schon auf Grund dieser allgemeinen Erwägungen geht es schlechterdings nicht an, Druckwirkungen bei Axillarknospen von vornherein zu verwerfen. Wo Contact vorhanden, kann bei wachsenden Organen oder Geweben der Druck nicht ausbleiben.“

Hierauf ist zunächst zu erwidern, dass ich keineswegs behauptet habe, Druckwirkungen seien bei Axillarknospen von vornherein zu verwerfen. Ich habe nur gesagt, dass auch aus vollkommener Berührung noch kein Beweis für vorhandenen Druck folge, eine Ansicht, welche selbst die so bestimmt gehaltenen Angaben Schwendener's nicht zu erschüttern vermögen. Zu näherer Erläuterung mag gerade das Beispiel der Axillarknospe und des Deckblattes hervorgezogen werden, die sich von Beginn an berühren mögen. Es kann erstens der Fall eintreten, dass das Deckblatt im Umfange rascher wächst als die Knospe; dann werden sie sich von einander entfernen, es wird ein Zwischenraum entstehen. Oder es kann zweitens die Knospe rascher wachsen als das Deckblatt; dann werden die beiden Organe gegenseitig einen Druck auf einander ausüben. Oder endlich drittens, es können die beiden Glieder proportional an Umfang zunehmen, sich dauernd berühren, aber keinen Druck auf einander ausüben. Welche von diesen Möglichkeiten, neben denen noch andere, wie Einwärtskrümmungen des Deckblattes u. s. w., vorkommen können, nun im einzelnen Falle zutrifft, muss die Untersuchung lehren. Auf Grund der zahlreichen, im Laufe der Jahre angestellten Beobachtungen über Blüthenentwickelung bin ich zu der Ansicht gelangt, dass in den Fällen, in denen überhaupt innige Berührung der Organe vorlag, die dritte Möglichkeit am meisten für sich hatte.

Damit gelangen wir zur Hauptsache, zu den Anomalien.

Unsere *Linaria spuria* gewährt darum ein aussergewöhnliches Interesse, weil sie constant neben der normalen Blüthe eine ganze Schaar anomaler Formen hervorbringt, deren grosse Mehrzahl in

---

1) S. Schwendener, Zur Theorie der Blattstellun[illegible] - 1[illegible]

Blattachseln entsteht, die in jeder Hinsicht normal gestaltet sind. Wie in meiner Arbeit ausgeführt, gelang es, die am häufigsten vorkommenden Anomalien entwickelungsgeschichtlich zu untersuchen. Ich kann heute hinzufügen, dass es im letzten Winter möglich war, meine früheren Beobachtungen durch erneute Untersuchung zu bestätigen und in einigen Punkten zu ergänzen[1]). Es sei hier zur Vergleichung mit dem eben Ausgeführten nur das Nothwendigste hervorgehoben (vergl. die Figuren in jener Arbeit).

Untersucht wurde erstens die fünfzählige Pelorie. Es fand sich, dass ihr Kelch wie bei vielen anderen actinomorphen Blüthen nach der $^2/_5$-Ordnung entsteht, beginnend mit einem vorderen seitlichen und schliessend mit dem medianen vorderen Blatte, die ganze Folge also völlig verschieden von der normalen.

Sodann konnte die Anlage der nach $^1/_4$ gebauten Blüthe verglichen werden. Sie hat ein kleines medianes vorderes, zwei etwas grössere seitliche vordere und zwei noch grössere seitliche hintere Blätter. Der Grösse der Glieder nach ist hier die Entwickelung wieder „absteigend“, aber in ganz anderer Art, als bei der normalen Form.

Endlich erwähnen wir noch der vierzähligen Pelorie, die schon früher und auch im verflossenen Winter wieder beobachtet wurde. An ihr entstehen zunächst zwei Kelchblätter rechts und links von der Median-Ebene, dann zwei damit alternirende in beträchtlichem Entwickelungsabstande folgend, die ganze Bildung also wieder durchaus specifisch.

Diese Beispiele mögen genügen.

Wir haben also die Thatsache vor uns, dass in der gleich gestalteten Blattachsel einer und derselben Pflanze Blüthen von solcher Verschiedenheit erzeugt werden, dass, wenn die einzelnen Formen an ganzen Stöcken constant aufträten, diese nicht etwa als verschiedene Arten der Gattung oder als verschiedene Gattungen derselben Familie, sondern als Vertreter ganz verschiedener Familien zu bezeichnen wären. Diese Thatsache ist mit Schwendener's Anschluss- und Contact-Theorie unvereinbar; sie ist unvereinbar mit jeder Theorie, die den Ort der Blüthenglieder bloss durch die räumlichen Verhältnisse erklären will.

Wir stehen also auf der Seite Nägeli's[2]), wenn er sagt: „Die

1) Die Präparate wurden theils von Herrn stud. Birlinger, theils von mir selbst hergestellt.

2) C. v. Nägeli, Mechan.-physiolog. Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884, p. 494.

beim ontogenetischen Wachsthum an den Caulomspitzen primär auftretenden Stellungen sind beständig und durch Vererbung bestimmt, was sich namentlich bei der vergleichenden Morphologie der Blüthen klar herausstellt."

Es sind sonach innere Ursachen, die bestimmen, ob eine Sprossanlage sich zu einem Laub- oder Blüthensprosse gestalten soll, innere Ursachen, welche nicht nur die morphotische Natur der Blattgebilde, sondern auch deren Ort im System bestimmen.

Die inneren Ursachen äussern sich hier als Symmetrie-Gesetze. Dass diese in erster Linie die Form der Blüthe bewirken, wird schwerlich jemand bestreiten, der sich eingehend mit Blüthenentwickelung beschäftigt, die bis ins Feinste gehenden Unterschiede in der Gestaltung beobachtet hat, welche der einzelnen Art zukommen. Wie die Form des Blattes ein specifisches Merkmal ist, so auch die der Blüthe, und zwar nicht bloss in ausgebildetem Zustande, sondern in allen Entwickelungs-Stadien, auch den ersten, in denen die Glieder ihren Ort erhalten.

Die Symmetrie-Gesetze beruhen auf der specifischen Structur der Art oder des engeren Formenkreises, dem das Individuum angehört; man könnte auch sagen, sie sind ein Ausdruck dieser specifischen Structur. Wie die Form des Krystalles von der Natur des Salzes abhängt, so ist auch, mag sonst die Verschiedenheit noch so gross sein, die organische Form von der Structur nicht getrennt zu denken.

Fragt man endlich nach dem, was allgemein unter inneren Ursachen zu verstehen sei, so kann es sich natürlich nur um die Aeusserung einer Ansicht handeln. Ich begreife darunter die sämmtlichen Bedingungen, welche sich aus der Configuration der den Körper zusammensetzenden Theile ergeben. Ihnen stehen die von aussen auf das System wirkenden Ursachen als äussere Bedingungen gegenüber[1]). Ein Beispiel mag dies erläutern. Betrachtete man unser Sonnen-System von einem fernen Fixsterne aus, so gewahrte man erstens eine Bewegung des ganzen Systems im Weltraume, die durch andere Welt-Systeme, durch äussere Kräfte, verursacht wird. Zweitens sähe man die Bewegung der Glieder unseres Systems um ihren Mittelpunkt, bewirkt von den im System

1) Wir fassen die Begriffe „äussere und innere Bedingung", „äussere und innere Kraft" also streng im Sinne der Mechanik auf. Man vergleiche, um nur ein Beispiel zu nennen, das bekannte ausgezeichnete Werk Delaunay's: Traité de Mécanique rationelle. Septième Édition. Paris 1885, p. 240.

selbst vorhandenen, den inneren, Kräften. Aehnlichen Verhältnissen begegnen wir in jedem lebendigen Körper, nur mit dem Unterschiede, dass die äusseren und inneren Bedingungen hier ungleich verwickelter sind, als in jenem einfachen Falle. Von morphotischen Vorgängen kommen hier besonders zwei Gruppen in Betracht, die man als Compensationen und Correlationen bezeichnet und die ihrem Wesen nach unbekannt sind. Sie aufzuhellen ist eine Aufgabe der Zukunft. Wie dies möglich sein soll, ohne dass man das Princip der Erhaltung der Energie zu Grunde legt, ist dem Verfasser nicht verständlich.

Wir würden es nicht für nöthig halten, unsere Ansicht über die Natur der inneren Ursachen zu äussern, wenn sie nicht in der jüngsten Zeit weit auseinander gehende Deutungen erfahren hätten.

Figuren-Erklärung.

Die Untersuchung wurde mit Zeiss'schen Systemen, den Apochromaten (Trocken-Systemen) von 16, 8, 4 mm Brennweite und den Compensations-Ocularen 4 und 6 ausgeführt. Zum Zeichnen diente Abbe's grosser Apparat. Die Figuren wurden, wo nicht anders angegeben, sämmtlich nach Scheiteln der *Linaria spuria* entworfen.

Tafel II.

Fig. 1 (170). Scheitel aus der Quirl-Region. Zwischen den beiden ungefähr gleich grossen Blatthügeln ist schon ein convexer Scheitel vorhanden. Vergleiche damit die Fig 24 *a* und *b*, die die Form des Scheitels bei annähernd 300facher Vergrösserung wiedergeben.

Fig. 2 (170). Scheitel der Hauptachse der Keimpflanze bei der Anlage des dritten Blattpaares; die Scheitel-Region hat hier noch concaven Umriss.

Fig. 3 (170). Wie voriger, aber die Blätter weiter entwickelt; der Scheitel eben flach werdend.

Fig. 4 (170). Entstehung der Blätter eines späteren Quirles unterhalb des convexen Scheitels.

Fig. 5 (170). Ansicht des Scheitels in der Quirl-Region von oben; die jüngsten Blätter stehen einander genau gegenüber.

Fig. 6 (170). Scheitel mit zwei Blattpaaren, in den Achseln des älteren die Anlagen der Achselsprosse. Die Entfernung der jungen Blatthügel von diesen ist beträchtlich.

Fig. 7 (170). Scheitel in der Spiralregion, von oben gesehen; die Nummerirung folgt dem Alter der Blätter. In den Achseln des 1., 2. und 3. Blattes die Achselsprossanlagen, die jüngste eben sichtbar.

Fig. 8 (170). Scheitel in der Quirl-Region. Längenansicht des Scheitels zu dem Oberflächenbilde Fig. 20. Der kleinere vordere Blatthügel ist mit ausgezogener, der hintere mit punktirter Linie angegeben, zwischen beiden der Contour des Scheitels.

Fig. 9 (170). Aehnliches Bild wie Fig. 7. An den Blattanlagen 3 und 4 geben die punktirten Linien den Umriss der oberen Theile an.

Fig. 10 (170). Wie voriges Bild, mit vier Blattanlagen.

Fig. 11 (170). Uebergang der Wirtel- in die Spiral-Stellung. Die Glieder des letzten Quirles stehen einander nicht genau gegenüber; in der grösseren Lücke auf der Seite des grösseren Blattes die jüngste Anlage. Hierzu Fig. 14.

Fig. 12 (85). Aehnliches Bild wie das vorige in der Längenansicht. Auf der Vorderseite des Scheitels steht links, dem grösseren Blatte des letzten Quirles zugewandt, das die Spirale einleitende jüngste Blatt. Den Umriss des Scheitels bei 170facher Vergrösserung zeigt Fig. 12, Taf. II.

Fig. 13 (170). Scheitel aus der Uebergangs-Region von der Wirtel- zur Spiral-Stellung. Der links gelegene Blatthügel leitet wahrscheinlich die Spirale ein.

Fig. 14 (170). Medianer Längenschnitt zu Fig. 11.

Fig. 15 (170). Wirtel mit fast gleich grossen Blattanlagen.

Fig. 16 (170). Anlage des Quirles unterhalb des Scheitels (vergl. Fig. 4) des 9. Blattpaares an der Hauptachse.

Fig. 17 (110). Achselspross-Scheitel in der Ansicht von oben. Das ältere, noch fast genau opponirte Blattpaar ist das zweite am Sprosse. Die Glieder des nächsten Paares stehen nicht mehr einander genau gegenüber; in der grösseren Lücke bildet sich eben das erste Glied des folgenden Quirles. In den Achseln der beiden älteren Blätter die punktirt angegebenen Umrisse der Achselsprosse, davon einer eben die Vorblätter angelegt hat.

Fig. 18 (170). Junger Achselspross, die älteren Blätter die Vorblätter. Am Scheitel entsteht das 2. Blattpaar.

Fig. 19 (170). Obere Ansicht zu der vorigen Figur.

Fig. 20 (170). Ansicht von oben zu Fig. 8.

Fig. 21 (170). Scheitel aus der Spiralregion mit zwei Blattanlagen.

Fig. 22 (170). *Antirrhinum majus*. Scheitel aus der unteren Quirl-Region; am Orte des Scheitels in diesem Stadium eine Furche. Dazu Fig. 25.

Fig. 23 (170). Scheitel aus der Spiralregion. In dieser Figur ist der Umriss des Scheitels auf der mittleren Höhe des jüngsten Blattes angegeben; von dem Blatthügel abgesehen hat er fast kreisrunde Form.

Fig. 24 (300). Form des in Fig. 1 dargestellten Scheitels, *a* in der Mediane des jüngsten Blattpaares, *b* in der dazu senkrechten Richtung.

Fig. 25 (170). *Antirrhinum majus*. Scheitel aus der oberen Quirl-Region der Hauptachse; der Scheitel convex. Vergl. das in Fig. 22 dargestellte Bild mit Blättern von fast derselben Grösse.

Fig. 26 (85). Achselspross. An dem äusseren Blattpaare ist der Verlauf der oberen Ränder mit ausgezogenem Striche, der Contour in der Mediane mit punktirten Linien angegeben, in den Achseln die Sprossanlagen. Im nächsten Quirl ist das vordere Blatt kürzer als das hintere, das sich über den Scheitel hinbiegt. Vom dritten Quirle wird eben links ein Blatt angelegt. Hier wie in den meisten ähnlichen Figuren sind die nicht verdeckten Contouren mit ausgezogenen, die verdeckten, übrigens an den aufgehellten Präparaten bei entsprechender Einstellung mit voller Deutlichkeit wahrnehmbaren, mit punktirten Linien gezeichnet.

Fig. 27 (110). Scheitel einer sehr kräftigen Hauptachse mit dem eben entstehenden 8. Blattquirl.

Fig. 28, 29, 30 (170). Achselspross mit den Vorblättern und dem eben sich bildenden 2. Blattpaare in den drei Hauptansichten. Die Glieder des jüngsten Paares hier auffallend ungleich.

Fig. 31 (170). Aehnliches Bild wie in Fig. 3. Es entsteht der gewölbte Scheitel vor der Bildung eines neuen Blattpaares.

Fig. 32 (110). Achselspross. Die Glieder des letzten Quirles sind einseitig genähert, in der grösseren Lücke entsteht eben das erste Blatt des nächsten Wirtels. In den Achseln der älteren Blätter die mit punktirten Linien angedeuteten Sprossanlagen.

Fig. 33 (170). Scheitel mit Uebergang der Wirtel in die Spiral-Stellung. Die jüngste Blattanlage weicht beträchtlich von der Mediane der gegenüber stehenden ab. Dies die seltenere Form des Ueberganges.

Fig. 34 (170). Scheitel mit der häufigeren Form des Ueberganges von der einen Blattstellung in die andere. Die Glieder des letzten Quirles, 1 *a* und 1 *b*, stehen noch genau opponirt; Blatt 2 aber weicht von der bisherigen Ordnung ab und nähert sich einseitig dem Blatte 1 *a*. Damit ist die Spirale eingeleitet.

Fig. 35 (170). Scheitel in der Quirl-Region. Die inneren Contouren der älteren Blätter geben den Verlauf und den Ansatz der Blattränder an. Achselsprosse sind hier noch nicht sichtbar.

Tafel III.

Fig. 1 (85). Scheitel aus der Spiralregion. Die Blätter sind dem Alter entsprechend nummerirt. Rechts oben neben der Figur der Umriss des 11. Blattes in natürlicher Grösse.

Fig. 2 (170). Derselbe Scheitel ohne Blatt 1 bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 3 (170). Scheitel aus der Spiralregion. Das jüngste Blatt, 1, liegt vorn.

Fig. 4 (170). Scheitel aus der Uebergangs-Region. Blatt 1 und 2 bilden noch einen Quirl mit ungleich entwickelten Gliedern. Dem grösseren genähert steht auf der Vorderseite die jüngste Anlage 3, offenbar die Spirale einleitend. Vergl. die Querschnittsbilder Fig. 34, Taf. II und Fig. 16, Taf. III.

Fig. 5 (170). Scheitel aus der Spiralregion. Das jüngste Blatt, 6, liegt rechts auf der Hinterseite.

Fig. 6 (170). Blüthenanlage in der Blattachsel, vor der Bildung des ersten Kelchblattes.

Fig. 7 (170). Wie vorige: es wird eben das erste Kelchblatt angelegt.



Fig. 15 (170). *Antirrhinum majus*. Scheitel in der oberen Quirl-Region. Die beiden Hügel rechts und links vom Scheitel bilden die Anlage des 6. Blattpaares.

Fig. 16 (170). Junger Blüthenhügel in der Blattachsel.

Fig. 17 (170). Scheitel mit dem Beginne der Spiral-Stellung. Die Blätter a^1 a^2 stehen noch einander fast genau gegenüber; Blatt *b* dagegen nähert sich stark einseitig dem älteren Blatte a^1.

Fig. 18 (300). Umriss des Scheitels in der Spiralregion bei starker Vergrösserung. Links eine Achselsprossanlage.

Fig. 19 (170). Junge Blüthenanlage.

Fig. 20 (170). Anlage des jüngsten Quirlblattes, wie an dem Fig. 26, Taf. II dargestellten Scheitel, bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 21 (170). Blüthenanlage mit dem ersten Kelchblatte. Die punktirte Linie wie in Fig. 8.

Fig. 22 (85). Knospendurchschnitt in der Spiralregion auf der Höhe des Vegetationspunktes, dessen Kuppe abgehoben war. In der Achsel des 9. Blattes der mit punktirter Linie angedeutete Achselspross, in der Achsel des 1. Blattes die Durchschnitte der 5 Kelchzipfel.

Fig. 23 (85). Knospendurchschnitt, dicht unter der Kuppe des Scheitels, die, wie im vorigen Falle, durch den voraufgehenden Schnitt abgehoben war. Blatt 12 trat als Hügel kaum deutlich hervor. In der Achsel des 1. Blattes die Durchschnitte zweier Kelchzipfel.

Fig. 24 (170). Durchschnitt des in Fig. 21 gezeichneten Sprosses bei stärkerer Vergrösserung, ohne die drei äusseren Blätter. An den Blättern 9 und 10 ist hier die Basis mit der Ansatzstelle vom Schnitte getroffen (s. den Text p. 93).

Nachträgliche Bemerkung.

Kurz vor dem Drucke dieses Aufsatzes erschien eine gegen Winkler's Kritik der mechanischen Blattstellungs-Theorie gerichtete Abhandlung Leisering's[1]), in der auch meiner Arbeit wiederholt gedacht wird. Die Antwort auf seine Einwürfe, soweit sie mich betreffen, ist schon im Vorstehenden enthalten, doch mag hier noch auf ein paar Punkte eingegangen werden.

Leisering giebt zu, dass es „manchmal nicht ganz leicht" sei, den Contact der Glieder am Scheitel der *Linaria spuria* festzustellen. Doch konnte er an einem in seiner Fig. 20, Taf. VII, dargestellten Präparat den Contact zwischen den Basen der Blätter 5 und 3 bestimmt beobachten. An demselben Scheitel standen ausserdem nach seiner Meinung Blatt 2 mit Blatt 5 durch dessen Achselknospe in Contact.

---

1) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, Heft 3, p. 421 ff.

Was den Contact der Blattbasen anlangt, so mag er gelegentlich zu beobachten sein; ich will das nicht bestreiten. Die von mir aufgeworfene Frage wird dadurch keineswegs entschieden. — Contact der Blattbasen mit schräg darunter stehenden Achselknospen kommt aber nach meinen Beobachtungen nicht vor; die Knospen stehen zu tief unter den Blättern. Eine Stellung der Glieder, wie sie Leisering's Fig. 28, Taf. VIII, giebt, ist an normalen Sprossspitzen nicht vorhanden. Schon die Umrisslinien des rechts stehenden Blattes und seiner Achselknospe verrathen, dass man es hier nicht mit normalen Verhältnissen zu thun hat.

Schliesslich noch ein Wort über die Stellung der Achselknospe. Nach meinen Beobachtungen entsteht sie ringsum frei in der Blattachsel. Schwendener bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe, und Leisering folgt ihm hierin. Dieser findet die junge Knospe bis zur Anlage der ersten Blatthügel stets in „sehr schönem Contact“ mit Achselspross und Tragblatt. Beide geben Figuren zu ihren Beobachtungen, Schwendener in seiner Fig. 2, Taf. I, Leisering in seiner Fig. 30, Taf. VIII. Diese Abbildungen habe ich mit lebhaftem Interesse betrachtet, da sie einen bemerkenswerthen Unterschied aufweisen. Schwendener's Figur zeigt die Knospe auf der Aussenseite mit dem Deckblatte in Contact, auf der Innenseite aber frei. Hier muss ja Raum für das erste Kelchblatt sein. Leisering, der an diesen Umstand vielleicht nicht gedacht hat, stellt die Knospe auf der Innenseite in Contact, auf der Aussenseite dagegen frei dar. — Ich bin weit davon entfernt, hier irgend welche Absicht zu vermuthen, aber die Frage drängt sich doch auf, ob nicht die Theorie hier ein klein wenig das Urtheil der Beobachter beeinflusst habe. Ueber alles weitere wolle man das im Text Gesagte vergleichen.



Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*.

Von

Richard Neubert.

Geschichtliches als Einleitung.

Eine so eigenthümliche Art der Keimung, wie sie unsere Küchenzwiebel *(Allium cepa)* darbietet, musste bei einer so weit verbreiteten Kulturpflanze frühzeitig die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen auf sich lenken. So finden wir denn schon aus dem Jahre 1809 von Mirbel[1]) eine Beschreibung der Keimung der Zwiebel. Weitere Angaben finden sich ferner bei Tittmann[2]) aus dem Jahr 1821 und Gaudichaud[3]) 1843. Allen diesen Arbeiten sind Abbildungen beigegeben, welche das Wesen der Sache in richtiger Weise wiedergeben. Die ausführlichste und zugleich beste Darstellung hat sodann Sachs[4]) im Jahre 1863 gegeben, auf welche deshalb hier bezüglich der Beschreibung des Vorganges verwiesen sein mag. Nur einige wenige Bemerkungen werden seinen Ausführungen im weiteren Verlaufe dieser Arbeit hinzuzufügen sein.

Ausserdem finden wir noch eine Reihe von Angaben über den

---

1) Mirbel, Nouvelles recherches etc. Ann. du Mus. d'histoire naturelle, XIII, 1809, p. 60, 75. — Observations sur la germination de l'oignon, l. c., p. 166, Taf. XIII, Fig. 17—24.

2) Tittmann, Die Keimung der Pflanzen. Dresden 1821, p. 50/51, Taf. VII.

3) Gaudichaud, Recherches générales etc. Mémoires etc., Paris 1843, Taf. V, Fig. 13, p. 130.

4) Sachs, Zur Keimungsgesch. von *Allium cepa.* Botan. Ztg. 1863, p. 342. Abgedr. in den ges. Abhandlg. über Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 644. — Handbuch d. Experimentalphysiologie, Leipzig 1865, p. 93.

Kotyledon verschiedener *Allium*-Arten bei Klebs[1]), Haberlandt[2]), Darwin[3]), Rimmer[4]), Duvernoy[5]), Kratzmann[6]), Kittel[7]), Schlickum[8]) und Klotz[9]).

Die meisten der neueren Arbeiten beschäftigen sich mit der Anatomie und Morphologie des Kotyledon, während Sachs namentlich die bei der Keimung erfolgende Stoffumänderung und Stoffwanderung berücksichtigt.

Zweierlei ist es, was bei der Keimung von *Allium* sofort ins Auge fällt:

1. dass der Kotyledon in Gestalt eines scharf umgebogenen Kniees die Erde durchbricht und
2. dass diese Umbiegung späterhin sich ausgleicht und der Kotyledon sich gerade streckt.

Aufgabe und Methode.

Es wird nun die besondere Aufgabe dieser Arbeit sein, zu zeigen, wie diese beiden Erscheinungen zu Stande kommen bezw. zu untersuchen, ob und welche äusseren Einflüsse bei dem Zustandekommen derselben mitwirken. Auf einige andere Dinge, die im Verlaufe der Arbeit die Aufmerksamkeit auf sich lenkten, so insbesondere auf eine an dem Knie des Kotyledon sich sehr häufig bildende Protuberanz, soll sodann in einem besonderen Kapitel dieser Arbeit eingegangen werden.

---

1) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Tüb. Unters. Bd. I, 1885.

2) Haberlandt, Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze.

Ausser *A. cepa* benutzte ich zu meinen Versuchen eine ganze Reihe anderer *Allium*-Arten, sowie ferner *Hyacinthus romanus*, *Galtonia candicans*, *Bowiea volubilis*[1]), *Agave filifera* und *americana* und andere nach dem *Allium*-Typus[2]) keimende Samen. Besonders erwies sich *A. odorum* als sehr brauchbar, weil diese Art etwas kräftiger ist als *A. cepa* und deshalb die erwähnten Eigenthümlichkeiten des Kotyledon sehr deutlich hervortreten lässt.

Die Samen zu den Versuchen stammten aus dem botanischen Garten der Universität Leipzig, nur die von *A. porrum* wurden aus einer hiesigen Gärtnerei bezogen. Bemerken möchte ich noch, dass die Samen von *A. odorum* sehr häufig die von Tretjakow[3]) und Hegelmaier[4]) des näheren untersuchte Eigenthümlichkeit zeigten, zwei Embryonen zu besitzen, die auch öfters beide zur Entwickelung gelangten.

Wenn ich im folgenden von den beiden Schenkeln des Kotyledon spreche, so werde ich den von der Wurzelgrenze bis zum Knie reichenden als den basalen bezeichnen, während ich unter freiem Schenkel den verstehe, dessen Ende vorerst im Samen verborgen bleibt, der sich aber späterhin bei der Geradestreckung frei in die Luft emporhebt.

I. Die Entstehung des Kniees.

A. Allgemeines.

Die verschiedenartigen Krümmungen, welche beim Wachsthum der Pflanzen auftreten, lassen sich bekanntlich auf zwei Ursachen zurückführen: entweder sind es äussere Einflüsse, welche dieselben veranlassen, oder aber innere, uns vorläufig nicht näher bekannte, in der Structur des betreffenden Organs begründete Anlässe. Erstere bezeichnet man nach Sachs als paratonische, letztere als

1) Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings. London 1892, vol. II, p. 578. — Irmisch, Die Wachsthumsverh. von *Bowiea volubilis*. Abh. d. naturwiss. Vereins Bremen, 1880.

2) Klebs, l. c., p. 572.

3) S. Tretjakow, Ueber die Betheiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1895, p. 13.

4) F. Hegelmaier, Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Allium odorum*. Botan. Ztg. 1897, p. 133.

autonome Nutationen (Wachsthumskrümmungen)[1]. Im Laufe der letzten Jahrzehnte hat sich namentlich durch die Arbeiten von Darwin[2]), Wiesner[3]), Vöchting[4]) und anderen immer mehr die Ueberzeugung Bahn gebrochen, dass eine ganze Reihe von Nutationserscheinungen, so besonders die Krümmungen an den Hypokotylen und Epikotylen dikotyler Keimpflanzen, sowie das Nicken vieler Blüthenstiele[5]), autonomer Natur sind, während man früher annahm, dass dieselben durch die Wirkung der Schwerkraft eventl. durch die Last der Blüthenknospen bezw. Kotyledonen zu stande kämen.

Was nun die Krümmung an den Kotyledonen von *A. cepa* anbelangt, so hat Sachs[6]) für deren Zustandekommen ebenfalls Geotropismus angenommen. Er sagt darüber: „Die Entwicklung des Keimes beginnt mit der Streckung des unteren und mittleren Kotyledonartheiles; dadurch wird zunächst das Wurzelende sammt der Knospe aus der Samenschale hinausgeschoben. Da aber der abgefallene Same, seiner Gestalt entsprechend, gewöhnlich so liegt, dass das Wurzelende des Keimes nach oben sieht, so erfolgt der Austritt des Wurzelendes bei der Keimung ebenfalls gewöhnlich aufwärts. Erst wenn sich der hinausgeschobene Keimtheil auf 4—6 mm verlängert hat, tritt eine von der Schwerkraft bedingte Abwärtskrümmung ein, wodurch die Wurzelspitze dem Boden zugekehrt wird. Diese Krümmung erfolgt aber niemals an der Wurzel selbst, sondern sie findet an dem in Streckung begriffenen Theile des Kotyledon, der bereits ausserhalb des Samens liegt, statt..... Wenn die genannte Krümmung des Kotyledon stattgefunden hat, so wachsen zunächst beide Schenkel in gleichem Schritte weiter in die Länge. Die Krümmungsstelle wird dabei zu einem scharfen spitzen Knie. . . . Bei der Verlängerung der beiden Schenkel des spitzwinklig gekrümmten Kotyledon ist nur das Knie einer Verschiebung fähig, die zugleich nur nach oben erfolgen kann, weil

1) Der Begriff „Nutation" hat zu verschiedenen Zeiten eine andere Bedeutung gehabt. Einen kurzen Ueberblick über die Wandlungen, welche derselbe erfahren hat, giebt Rimmer, l. c., p. 394.

2) Darwin, Bewegungsvermögen.

3) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.

4) Vöchting, Die Bewegung der Blüthen und Früchte. Bonn 1882.

5) Scholz, Die Nutationen der Blüthenstiele der *Papaver*-Arten. Cohn's Beitr. Bd. V, Breslau 1892.

6) Sachs, l. c., p. 646. Vergl. auch Sachs, Handbuch der Experimental-siologie. Leipzig 1865, p. 93.

vermöge der Ursache, welche die ursprüngliche Krümmung bewirkt, die Convexität immer nach oben sieht".

Dieser Auffassung von Sachs hat sich auch Klebs[1]) angeschlossen, während schon Rimmer[2]) darauf hinwies, dass diese Erklärung nicht ausreichend sei. Doch sind seine Versuche zu wenig ausgedehnt, um ein klares Bild über den Vorgang geben zu können.

Endlich haben Wyplel[3]) und vor ihm Haberlandt[4]) die Ansicht ausgesprochen, dass die Krümmung des Embryo im Samen bereits „der Beginn der bei der Entwicklung des Keimpflänzchens folgenden Nutation" sei, „da letztere als Fortsetzung der schon im Samen vorhanden gewesenen Krümmung" erscheine. Dem gegenüber weise ich darauf hin, dass einerseits bei *Allium*-Arten, welche einen schneckenförmig[5]) gekrümmten Embryo aufweisen, die Krümmungsebene der Keimlinge meist eine vollständig andere ist als die der Embryonen, und dass andererseits bei Keimlingen wie *Galtonia, Hyacinthus, Agave* u. a., die dieselbe Nutationskrümmung ausführen, der Embryo ein vollkommen gerades Stäbchen bildet. Durch eine derartige Annahme werden wir also der Erklärung der Thatsache um keinen Schritt näher gebracht.

B. Experimenteller Theil.

Wie man sieht, ist Sachs bei seiner Erklärungsweise genöthigt, anzunehmen, dass der abgefallene Same gewöhnlich mit dem Wurzelende nach oben liegt. Das ist aber von vornherein sehr unwahrscheinlich; denn der Same würde dann auf seiner schmalsten Kante ruhen. Man kann sich aber auch durch einfaches Ausstreuen der Samen überzeugen, dass dem durchaus nicht so ist. Im Gegentheil fallen die meisten Samen so, dass ihre grösste Fläche mit dem Boden in Berührung kommt und das Mikropylende nunmehr seitlich gelegen ist. Dementsprechend erfolgt der Austritt der Wurzel seitlich. Sachs ist zu seiner Meinung wohl durch den Umstand

---

1) Klebs, l. c., p. 573.

2) Rimmer, l. c., p. 420.

3) Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntniss der Nutationen. Sep. d. Oesterr. botan. Zeitschr. 1879, p. 8 u. 12.

4) Haberlandt, Schutzeinrichtungen etc., p. 69.

5) Ich konnte übrigens bei keinem der in grosser Zahl von mir untersuchten Samen eine so starke Einrollung des Embryo beobachten, wie sie Sachs darstellt (Fig. 43).

veranlasst worden, dass man in späteren Stadien der Keimung die Samen allerdings meist mit nach oben gerichteter Mikropyle findet. Das ist aber nur eine secundäre Erscheinung. In Folge der späteren Kniebildung entsteht nämlich ein ziemlich erheblicher Zug, welcher, wenn die Samen nicht allzu fest liegen, dazu führt, dass dieselben herumgedreht werden. Am besten kann man diese Erscheinung verfolgen, wenn man die Samen mit abwärts gerichteter Mikropyle hinter eine Glaswand in Erde bringt und nach begonnener Keimung von Zeit zu Zeit die Lage des Samens markirt. Man sieht dann ganz deutlich, wie die Samen allmählich herumrücken, sodass sie schliesslich mit nach oben gerichtetem Mikropylende in der Erde liegen.

Man kann sich nun die Frage vorlegen, wie die Keimung verlaufen wird, wenn man die Samen mit nach unten gerichtetem Wurzelende in den Boden bringt. In diesem Falle kann die Wurzel bei ihrem Austritt sofort senkrecht nach unten wachsen, sie hat nicht nöthig, sich erst geotropisch abwärts zu krümmen, um in die für ihre Weiterentwicklung nöthige Lage zu kommen. Wäre die Annahme von Sachs, dass die Krümmung durch den Geotropismus erfolgt, richtig, so müsste in diesem Falle dieselbe ausbleiben, der Kotyledon also senkrecht nach oben wachsen und den Samen an seiner oberen Spitze mit über die Erde heben. Es wäre also gar nicht einzusehen, wie hierbei eine nach oben gerichtete Krümmung des Kotyledon zu stande kommen sollte. Zahlreiche in dieser Richtung angestellte Versuche lieferten aber den sicheren Beweis, dass es ganz gleichgiltig ist, wie man den Samen in der Erde unterbringt, es wird in jedem Falle die charakteristische Biegung erzeugt[1]).

---

1) Rimmer (l. c., p. 400) fand bei *Helianthus*, dass Samen, welche so in den Boden gesteckt wurden, dass das Ende, aus welchem die Wurzel austritt, abwärts gerichtet ist, nicht so stark gekrümmte Keimlinge lieferten, als solche, welche horizontal gelegt wurden. Er fand auch einzelne Keimlinge, welche bei dieser Stellung überhaupt nicht gekrümmt waren. — Die gleiche Beobachtung machte auch Wiesner bei Keimlingen von *Linum* (Wiesner, Die undulirende Nutation, p. 40). Bei *Allium* konnte ich eine entsprechende Wahrnehmung nicht machen. Zwar habe ich drei Fälle beobachtet, bei welchen in dieser Lage keine Krümmung eintrat, aber in diesen Fällen gingen stets die Pflänzchen zu Grunde, augenscheinlich deshalb, weil sie nicht vermochten, den Samen durch das darüber liegende Erdreich hindurchzuschieben. Es fehlte offenbar diesen Exemplaren die Fähigkeit der autonomen Nutation und das gereichte ihnen zum Verderben. — Siehe auch meine Beobachtungen an *Ricinus*, p. 143. — Vergl. hierzu Vöchting, Blüthen und Früchte, p. 187 f.

Wir müssen also nach einer anderen Erklärung der Thatsache suchen. Legen wir Samen von *Allium* oder *Galtonia* auf eine mit Fliesspapier überzogene Glasplatte, und bringen sie in einen feuchten Raum, so keimen dieselben nach 5—6 Tagen. Ist der hervorgetretene Theil etwa 1—2 cm lang, so bemerkt man ungefähr in der Mitte eine kleine Biegung, sodass die Keimlinge etwa die in Fig. 1 angegebene Gestalt aufweisen. Diese Ausbiegung erfolgt an verschiedenen Keimlingen bald nach links, bald nach rechts, wird aber übrigens meist bald wieder ausgeglichen. Sie verdankt ihre Entstehung dem ungleichen Wachsthum an den antagonistischen Flanken.

Diese Wahrnehmung führt uns dazu, einen analogen Versuch auch am Klinostaten auszuführen[1]). Ich brachte Samen von *A. cepa* und *A. odorum* auf befeuchtete Torfplatten und befestigte sie daran mit Insectennadeln, welche durch die Samenschale geführt wurden. In anderen Fällen klebte ich dieselben mittelst Klebwachs an Glasscheiben. Diese Platten brachte ich nun in ein cylindrisches Glasgefäss, welches als feuchter Raum diente, und liess diese Cylinder an einem Klinostaten rotiren. Zunächst wuchsen die Wurzeln dieser Keimlinge gerade aus. Nachdem sie aber eine Länge von ca. 2 cm erreicht hatten, zeigten sie ebenfalls jene charakteristische Krümmung. Da bei dieser Versuchsanstellung der Same festgelegt war, so musste in Folge der Krümmung der nach der Wurzel gehende, also basale, Schenkel eine zeigerartige Bewegung um das als Mittelpunkt gedachte Knie ausführen, welche nach meiner Schätzung 40—45° betragen haben mag. Um auch sicher zu sein, dass die hier in Frage stehende Krümmung derjenigen entspricht, welche zur Entstehung des Kniees führt, markirte ich die Stelle bei einigen Exemplaren und brachte sie in die Erde. Das Resultat bestätigte meine Annahme.

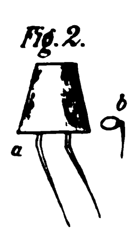


Fig. 1. Ausbildung der Krümmung bei freiliegenden Samen.

Ich brachte nunmehr Samen von *Allium* und *Galtonia* in einem Topf ungefähr ½ cm tief in die Erde, band einen Streifen weitmaschigen Stramin darüber, kehrte den Topf um und stellte ihn im dampfgesättigten Raume auf, um zu verhindern, dass die Wurzel

1) Samen, welche ich zu Klinostatenversuchen verwendete, wurden vorher nicht eingequellt, da es mir, obwohl es nicht wahrscheinlich ist, doch nicht ausgeschlossen schien, dass der Embryo im Beginne seiner activen Thätigkeit geotropisch beeinflusst werde, sodass die spätere Krümmung als eine Nachwirkung der Schwere gedeutet werden könnte.

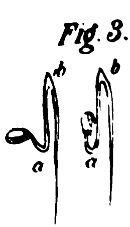
sich bei ihrem Austritte hydrotropisch krümmte. Zur Ausschliessung heliotropischer Krümmungen wurde das Ganze mit einem schwarzen Cylinder überdeckt. Nach sechs Tagen erschienen die Wurzelspitzen zwischen den Maschen des Stramin. Die jungen Keimlinge hatten jetzt die in Fig. 2*b* dargestellte Gestalt. Das Würzelchen hatte sich also beim Austritt aus dem Samen positiv geotropisch gekrümmt. Nach einigen weiteren Tagen, nachdem die Wurzel sammt dem mit hervorgetretenen Kotyledon etwa eine Länge von 2 cm erreicht hatte, zeigte sich dicht unter dem Boden eine Knickung, genau in derselben Weise, wie ich es bei freiliegenden Samen beobachtet hatte (s. Fig. 2*a*). Die frei herabhängende Wurzel wurde dabei leicht aus der Verticalen herausgebogen, in ganz ähnlicher Weise, wie dies bei der Sachs-schen Krümmung an den Wurzeln von *Vicia faba* geschieht. Noch viel ausgesprochener ist diese Seitwärtsbiegung bei *Galtonia*, bei welcher die Wurzel gar nicht selten in horizontale Richtung geräth und nach oben gegen den Stramin angedrückt erscheint.



Keimung bei Inversstellung des Topfes.

Dieser Versuch, welcher übrigens schon von Rimmer[1]) gemachte Beobachtungen vollauf bestätigt, zeigt deutlich, dass die geotropische Abwärtskrümmung der Wurzel und die Bildung des Kniees zwei ganz verschiedene, von einander unabhängige Dinge sind. Diese ist eine rein autonome Erscheinung, während jene durch den positiven Geotropismus bedingt ist.

Wie später gezeigt werden soll, ist aber der Kotyledon als Ganzes auch negativ geotropisch. Das führt nun zu eigenthümlichen Wachthumserscheinungen, wenn man die in dieser Weise kultivirten Pflänzchen sich weiter entwickeln lässt. Es macht sich nämlich der negative Geotropismus darin geltend, dass das Knie, sofern es dem Boden unten dicht anliegt, sich in denselben gewissermassen nach oben hin einbohrt. Immer weiter schieben sich die beiden Schenkel in das darüber liegende Erdreich hinein und nach Verlauf von 10—12 Tagen zeigen sie die in Fig. 3 wiedergegebene Gestalt. *a* ist die durch den negativen Geotropismus des Kotyledon hervorgerufene Knickung, *b* die durch autonome Wachsthumsvorgänge erzeugte.



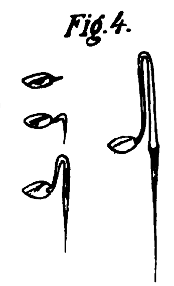
Bei Inversstellung des Topfes erwachsene Keimlinge.

1) Rimmer, l. c., p. 420.

Man ersieht daraus auch, dass es nicht die dem Samen unmittelbar anliegende Partie des Kotyledon ist, welche die autonome Krümmung ausführt, sondern dass sie auf demjenigen Theile desselben sich befindet, welcher zuerst aus dem Samen hinausgeschoben wurde und nun zwischen der Ansatzstelle der Wurzel und dem Samen, dicht über der Plumula, liegt. Ob etwa der Plumula irgend welcher Einfluss auf die Krümmung zukommt, vermochte ich nicht festzustellen; die Möglichkeit ist jedenfalls nicht zu leugnen; namentlich, wenn man bedenkt, dass es nur durch diese Krümmung des Kotyledon möglich wird, die Plumula in die richtige Lage zu bringen. Etwaige Versuche, die Plumula an dem Embryo zu zerstören, scheitern an der Kleinheit dieses Organs und der Empfindlichkeit des Embryo gegen Verletzungen.

Ich führte nun noch eine Reihe von Versuchen am Klinostaten aus. Hierbei zeigte sich, dass immer, obwohl die Wirkung der Schwerkraft beseitigt ist, das Knie in ganz normaler Weise gebildet wird (s. Fig. 4). Besonders interessant ist der Fall, wenn man die Samen so in die Erde bringt, dass das Mikropylende nach aussen gerichtet ist. Hierbei wächst die Wurzel zunächst geradeaus, sodass sie über den Boden hinaus gelangt. Ragt sie etwa 1 cm hervor, (wobei man dafür Sorge tragen muss, dass sie nicht verwelkt oder vertrocknet), so erfolgt dicht am Boden eine Krümmung, wodurch die Wurzel in parallele Lage zum Boden gebracht wird. Häufig, so namentlich bei *Hyacinthus* und *Galtonia* betrug der Krümmungswinkel 180° und die Umbiegung erfolgte so energisch, dass die Wurzel fest gegen den Boden angedrückt erschien. Gewöhnlich dringt dann die Wurzel noch in den Boden ein, und die Pflänzchen unterscheiden sich nun in ihrem Habitus fast nicht von den unter normalen Verhältnissen erwachsenen. Eine bestimmte Flanke scheint auch hier nicht bevorzugt zu sein, sondern es scheint jede Seite dazu befähigt, das Knie zu erzeugen. Es kann daher nicht Wunder nehmen, dass am Klinostaten das Knie häufig nicht über den Boden gelangt, sondern seitlich in demselben vordringt. Solche Pflänzchen gehen nach gewisser Zeit des Wachsthums zu Grunde, da es ihnen nicht gelingt, zu Luft und Licht emporzudringen.

Fig. 4.



Am Klinostaten erwachsene Keimlinge von *Galtonia candicans.*

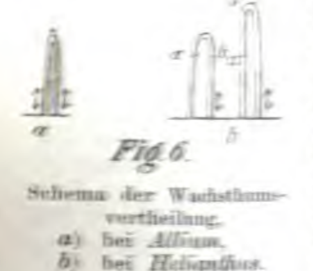
Endlich führe ich noch einen Versuch an, welcher mir besonders deutlich zu beweisen scheint, dass die durch Geotropismus

erzeugte Krümmung nichts mit der autonomen Nutation zu thun hat. Ich füllte einen Topf etwa ½ mit Erde an, legte darauf eine Glasplatte und auf diese Samen von *Allium* und *Galtonia*. Darauf bedeckte ich das Ganze etwa 1 cm hoch mit Erde. Ich wollte durch die Glasplatte verhindern, dass die Wurzel nach ihrem Austritt eine Abwärtskrümmung erfuhr. Es zeigte sich nun, dass die Wurzeln auf der Glasplatte bis an den Rand gewachsen waren und dort senkrecht in den Boden hinabgingen, während unabhängig davon in der Nähe des Samens die Kniebildung in durchaus normaler Weise erfolgt war (s. Fig. 5). Beachtenswerth erscheint wiederum die Thatsache, dass die Krümmung nicht innerhalb der Plumula angelegt wurde.


Fig. 5. Auf einer Glasplatte erwachsener Keimling.

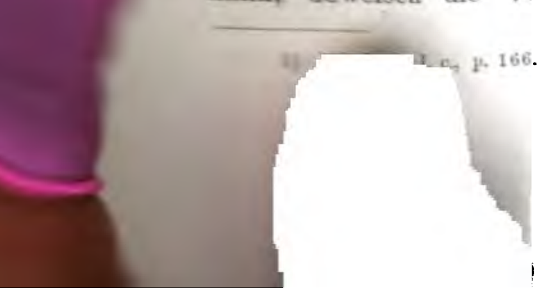
C. Wachsthumsverhältnisse.

Man sieht, dass die Bildung des Kniees ganz analog ist den Nutationskrümmungen an den Hypokotylen verschiedener dikotyler Keimpflanzen. Das, was der Nutationskrümmung von *Allium* etc. ein anderes Gepräge verleiht, ist hauptsächlich der Umstand, dass hier der freie Schenkel zur Aufsaugung des Endosperms dient und zu diesem Zwecke längere Zeit im Samen festgehalten wird. Damit hängt zugleich die Wachsthumsvertheilung am Kotyledon zusammen, indem bei *Allium* an beiden Schenkeln eine Wachsthumszone auftritt (s. Fig. 6 a). Das ist eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, die schon von Mirbel[1] in den Hauptzügen constatirt wurde. Man kann sogar die beiden Schenkel von einander trennen, sie halten in ihrem Wachsthum noch eine Zeit lang gleichen Schritt. Durch diese Anordnung wird es ermöglicht, dass der Kotyledon als Assimilationsorgan fungiren kann, während er gleichzeitig aus dem in der Erde verbleibenden Samen Nahrung bezieht.


Fig. 6. Schema der Wachsthumsvertheilung. a) bei *Allium*. b) bei *Helianthus*.

Dass diese Aufgabe aber auch in anderer Weise gelöst werden kann, beweisen die Verhältnisse bei *Hyacinthus* und *Galtonia*.

1) [illegible] l. c., p. 166.



Hier liegt nur in den allerersten Stadien der Keimung auf beiden Schenkeln eine Wachsthumszone, während später nur auf dem basalen eine solche bestehen beibt. Man kann diesen Unterschied schon mit blossem Auge namentlich bei raschem Wachsthum constatiren, da die Stelle stärksten Wachsthums in Folge noch nicht ausgebildeten Chlorophyllfarbstoffes weiss erscheint. Bei *Allium* sind demgemäss zwei solcher weissen Stellen sichtbar, bei *Hyacinthus* und *Galtonia* nur eine auf dem basalen Schenkel. Die Folge dieses Wachsthums ist, dass es nicht zur Ausbildung eines feststehenden Kniees kommt wie bei *Allium*, sondern dass eine stete Verschiebung der Krümmungsstelle stattfindet, dergestalt, dass die einzelnen Punkte des basalen Schenkels nach einander die Krümmung durchlaufen und so allmählich auf den freien Schenkel hinüberwandern (s. Fig. 6*b*). Bedingung für diese Erscheinung ist natürlich, dass das an der Krümmung liegende Gewebe, wenn auch nur in geringem Maasse, wachsthumsfähig bleibt. Ist dies nicht mehr der Fall, so wird auch hier die Krümmung feststehend, der basale Schenkel wächst aber weiter in die Länge und zieht schliesslich den andern aus dem Samen heraus.

D. Einfluss des Substrates.

Es wurde oben darauf hingewiesen, dass bei freiliegenden Samen die Nutationskrümmung wohl eingeleitet wird, aber in den meisten Fällen alsbald sich wieder ausgleicht. Zu einem scharfen Knie, wie wir es bei der Kultur in der Erde sehen, kommt es niemals auch nur annähernd. Das zeigt uns, dass bei dem Zustandekommen desselben noch ein anderer wesentlicher Factor mitwirkt. Ich kultivirte *Allium* und *Galtonia* in recht lockerem Sägemehl und in ganz feinem Sand, dessen einzelne Körnchen also leicht verschiebbar waren. Die ersten Stadien der Keimung wurden in normaler Weise durchlaufen, bald aber zeigte sich, dass die beiden Schenkel einander nicht dicht anlagen, und der Kotyledon bildete bei seinem Durchbruch kein scharf geknicktes Knie, sondern einen weiten Bogen. Daraus erhellt, dass die scharfe Knickung grossentheils eine Zwangslage ist. Liegen die Samen frei, so können sich beim Zuwachs beide Enden verschieben, nach der einen Seite die Wurzel, nach der anderen der Same, und es bleibt die Biegungsstelle der feststehende Punkt. Anders, wenn die Samen in einem Medium sich befinden, in welchem sowohl Wurzel als auch Samen

fixirt sind; hier ist nur die Biegungsstelle einer Verschiebung fähig. Je mehr nun bei dem Wachsthum ein seitliches Ausweichen der Schenkel erschwert wird, umso fester müssen sie sich aneinander legen; je lockerer das Keimbett ist, um so weiter wird der Bogen sein, den der Kotyledon bildet. Man kann sich die Sache so vorstellen, dass bei der Keimung in Erde durch das vordringende Knie, welches an seinem vorderen Ende noch mit einer besonderen Spitze versehen ist, gewissermaassen ein enger Kanal geschaffen wird, in welchen die beiden Schenkel dann hineingezwängt werden. Man könnte diesen Kanal durch ein enges Glasröhrchen ersetzen, in welches man das Knie hineinwachsen lässt. Ich führte diese Versuche so aus, dass ich Glasröhrchen von etwa 2 mm Durchmesser und 4 cm Länge an einem Stäbchen befestigte und diese Stäbchen so in Erde steckte, dass die untere Oeffnung des Glasröhrchens direct über dem Mikropylende des flach auf die Erde gelegten Samens zu liegen kam. Bei der Keimung wuchs dann das Knie in das Röhrchen hinein, während der Same selbst von dem Röhrchen festgehalten wurde. Die auf diese Weise kultivirten Pflänzchen zeigten sich nun in jeder Beziehung durchaus normal entwickelt.

Bei Keimlingen, welche einen kräftigeren Kotyledon besitzen, bildet derselbe kein scharfes Knie, sondern einen mehr oder minder weiten Bogen. Das rührt eben daher, dass dieselben eher im Stande sind, den Bogen seitlich zu verschieben. Man bemerkt deshalb auch deutlich hinter dem Kotyledon eine kleine Furche. Das zeigt sich schon bei *Hyacinthus* und *Galtonia*, ist aber besonders deutlich bei dem kräftigen Kotyledon von *Agave americana*, bei welchem der Radius der Krümmung 2—3 mm beträgt.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, dass die Anlage des Kniees nicht von der Schwerkraft beeinflusst wird, sondern eine rein autonome Wachsthumserscheinung ist. Allerdings ist eine Abhängigkeit von der Schwere insofern vorhanden, als durch sie die Krümmungsebene bestimmt wird. Dass bei *Allium* die Krümmungsstelle zu einem so scharfen Knie wird, beruht aber auf rein mechanischen Ursachen, indem dafür einerseits die mehr oder minder kräftige Ausbildung des Kotyledon, andererseits die Beschaffenheit des Bodens maassgebend sind.

II. Die Ausgleichung des Kniees.

A. Allgemeines.

Ist der Nahrungsvorrath des Samens erschöpft, so stellt der freie Schenkel sein Wachsthum ein. Es hat den Anschein, als ob schon längere Zeit vorher der basale Schenkel keine Nahrung mehr aus dem Endosperm bezöge, sondern frühzeitig sich selbst ernährt. Daraus erklärt es sich, dass auch dann, wenn man die beiden Schenkel von einander trennt, sie doch noch eine Zeit lang in gleichem Tempo weiter wachsen, namentlich scheint der basale Schenkel in keiner Weise in seinem Wachsthum beeinträchtigt zu sein, was doch der Fall sein müsste, wenn er vom Endosperm des Samens zehrte. Ferner wird es verständlich, dass dann, wenn der Same frühzeitig über die Erde gehoben wird und vertrocknet, sich dies namentlich in der viel geringeren Entwicklung des freien Schenkels geltend macht. Da nun nach dem Aussaugen des Endosperms das Saugorgan des Kotyledon nur sehr locker im Samen steckt[1]), der andere Schenkel aber sich ständig verlängert, so ist klar, dass dasselbe nunmehr aus dem Samen herausgezogen wird[2]).

In der Regel geht dies sehr leicht; wird aber durch irgend einen Umstand das Herausziehen verhindert, so krümmt sich der basale Schenkel entweder bügelartig oder S-förmig (so besonders bei *Galtonia* und *Hyacinthus*). Es entsteht dadurch eine Spannung, welche schliesslich dazu führt, dass der freie Schenkel aus dem Samen gezogen wird, oder wenn dies nicht möglich ist, dass er vertrocknet und endlich unter dem Zug des andern Theiles reisst. Es wird also auf jeden Fall eine Befreiung herbeigeführt und der Kotyledon kann sich aufrichten, um seine Aufgabe als erstes Assimilationsorgan zu erfüllen[3]). Dieses Aufrichten führt theils zu einer völligen Geradestreckung des ganzen Keimblattes, sodass später von der früheren Krümmung nichts mehr zu bemerken ist; bei vielen

---

1) Meist wird das Endosperm nicht vollständig verbraucht, sondern es bleibt ein Rest von Nährmaterial in der Samenschale zurück.

2) Vergl. die Schilderung bei Sachs, l. c., p. 647, 648.

3) Nachdem der freie Schenkel sich erhoben, vertrocknet das äusserste Ende desselben, welches zur Aufsaugung des Endosperms diente. Das hat seinen Grund hauptsächlich darin, dass dieser Theil nicht mit einer Cuticula versehen ist und nur eine ganz dünne und zarte Epidermis besitzt (s. Schlickum, l. c., p. 16). In Folge dessen verdunstet das Wasser sehr rasch und die Zellen sterben ab. Im feuchten Raum geschieht dies nicht.

[illegible] auch späterhin noch [illegible] der Ort der ehemaligen [illegible] (Fig. [illegible]).

[illegible] kommt es bei *Allium* immer [illegible] Anschwellung [illegible] die vollständige Geradestreckung [illegible] in den meisten Fällen [illegible] vornehmen kann, häufig bleibt hier sogar eine hakenförmige Umbiegung bestehen. Es hat das seinen Grund darin, dass die Zellen an der Biegungsstelle zeitig ihre Wachthumsfähigkeit einbüssen, womit es auch zusammenhängt, dass die Krümmung immer dann bestehen bleibt, wenn es dem Kotyledon nicht gelingt, sich rechtzeitig aus dem Samen zu befreien. Verhindert man die Ausgleichung [illegible] dass man die beiden Schenkel zusammenbindet [illegible] indem man sie in einem engen Glasröhrchen [illegible] so kommt es ebenfalls auch bei nachfolgender [illegible] einem Ausgleich, weil eben während dieser Zeit die Zellen ihr Wachsthum [illegible] eingestellt haben. Bei *Allium* [illegible] Geradestreckung statt, wenn man den Kotyledon [illegible] 2—3 Wochen daran hinderte.

B. Experimente.

Was nun die Ursache betrifft, welche die Geradestreckung veranlasst, so hatte sich Mirbel[2] eine höchst eigenartige An-

1) Darwin, l. c. p. [illegible]. Haberlandt, l. c., p. 77.

2) Mirbel, l. c., p. [illegible] [illegible] de la force d'ascension de la sève qui se porte au sommet du cotylédon, quand la graine épuisée ne contient plus de nourriture.

schauung gebildet. Er dachte sich, dass, nachdem der freie Schenkel aufgehört hat, Nahrung aus dem Endosperm des Samens zu beziehen, nunmehr ein Saftstrom aus dem basalen Schenkel in den andern hinüberfliesse und durch die Kraft dieses aufsteigenden Saftstromes der Kotyledon gerade gestreckt würde, etwa wie ein gekrümmter Gummischlauch sich streckt, wenn man den Strahl einer Wasserleitung in denselben hineinschickt. Ganz abgesehen davon, dass ein solcher Saftstrom nicht existirt, würde diese Anschauung voraussetzen, dass die Krümmung eine rein mechanische sei. Sie ist aber in Wirklichkeit eine durch Wachsthum fixirte und daher auch durch Plasmolyse nicht rückgängig zu machen. Die Aufhebung der Krümmung kann nur durch Wachsthumsvorgänge erfolgen, und es fragt sich nur, wodurch diese Wachsthumsvorgänge ausgelöst werden. Die Vermuthung liegt nahe, dass dies wie bei vielen ähnlichen Vorgängen durch negativen Geotropismus geschieht.

Ich stellte folgende Versuche an: Töpfchen mit Keimpflanzen, welche eben begannen, die Krümmung auszugleichen, stellte ich verkehrt auf. Um die geotropische Aufrichtung des basalen Schenkels zu verhindern, wurde dieser in einem Glasröhrchen festgehalten und das Ganze dunkel gestellt. Wäre negativer Geotropismus die Ursache der Aufrichtung, so dürfte in dieser Stellung keine Geradestreckung des Kotyledon eintreten, im Gegentheil wäre zu erwarten, dass sich die Krümmung noch mehr verschärfte. Das ist jedoch nicht der Fall, sondern es tritt Geradestreckung ein, wenn auch einige Tage später als in normaler Stellung.

Allzu grossen Werth möchte ich übrigens diesem Versuch nicht beimessen, da hier einerseits das Gewicht des Schenkels in Betracht kommt, ein Factor, der sich nicht leicht in einwandsfreier Weise eliminiren lässt, andererseits dadurch, dass der basale Schenkel der Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt ist, aber an der Aufrichtung verhindert ist, Verhältnisse geschaffen sind, welche sich in ihrer Wirkungsweise nicht controlliren lassen.

Immerhin besitzt das Experiment in Verbindung mit den Ergebnissen der Versuche am Klinostaten Bedeutung. Zu diesen Versuchen wurden sowohl solche Pflanzen benutzt, welche am Klinostaten erwachsen waren, als auch solche, die erst im Beginn des Ausgleichs der Wirkung der Schwerkraft entzogen wurden. Beide Partien verhielten sich gleich und zeigten, dass die Geradestreckung auch am Klinostaten erfolgt. Daraus geht hervor, dass wir es in

freien Schenkel dicht über dem Samen abschneidet. Doch wird der folgende Versuch zeigen, dass dabei noch ein anderer Factor in Betracht zu ziehen ist. Ich brachte Töpfchen mit etwa 1 cm langen Keimlingen in einen feuchten Raum. Bei einer Anzahl von Pflänzchen hatte ich den Samen von Erde befreit, bei anderen denselben weggeschnitten. Die Schenkel der letzteren richteten sich auf, die, welche den Samen noch trugen, nicht. Der Schenkel wuchs bei diesen noch weiter in die Länge, und erst später richtete auch er sich in die Höhe. Man sieht sofort den Unterschied gegenüber den früheren Versuchen. Befreit man den Samen von der Erde, so hebt man damit nicht nur die vorhandene Spannung auf, sondern man bringt auch den Samen zum Vertrocknen und entzieht somit dem Keimling die Nahrung. Der Erfolg ist also dann der gleiche, als wenn man den Samen abgeschnitten hätte. Im feuchten Raum hingegen vermag der Kotyledon auch fernerhin aus dem Samen Nahrung zu beziehen. Immerhin erfolgt die Aufhebung der Krümmung früher als sonst; auch erreicht der freie Schenkel nicht die normale Länge, sodass man wohl sagen kann, beides, Aufhebung der Hemmung und Aufhören der Nahrungszufuhr sind für den Beginn der Wachsthumsthätigkeit an der Biegungsstelle von Bedeutung.

Dass nicht etwa das durch die Durchtränkung mit Wasser etwas erhöhte Gewicht des Samens die Ursache ist, geht daraus hervor, dass die Schenkel mit vertrocknetem Samen mit Leichtigkeit das doppelte Gewicht des Samens emporheben.

Fig. 9 Markirung von *Allium od.* z. Wachsthumsmessung.

Was nun das Wachsthum im einzelnen anbetrifft, so ist nur hervorzuheben, dass dasselbe in sehr verstärktem Maasse an der Innenseite (Concavseite) Platz greift, dass es aber auch an der Convexseite nicht völlig erloschen ist. Eine Tabelle mag darüber näheren Aufschluss geben. Es liegen derselben Messungen an *A. odorum* zu Grunde und zwar an Exemplaren, welche die Biegung vollständig ausglichen. Die Messung erfolgte mit dem Horizontalmikroskop. Ueber die Eintheilung in Zonen s. Fig. 9.

---

dann ein, wenn die Samen zu wenig mit Erde bedeckt sind und führt stets zu einer Benachtheiligung der Keimlinge, weil ein grosser Theil des Endosperms dabei unbenutzt bleibt. Vergl. Mirbel, Gaudichaud, Duvernoy (p. 5), Tittmann (p. 51), Kittel, Kratzmann, Irmisch, Lubbock. Letztere beiden betr. *Bowiea.*

i = Innenseite, — a = Aussenseite.

Zone	Länge in mm						Zuwachs				Gesammt-zuwachs	
	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a
1	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	—	—	—	—	—	—
2	0,6	0,7	0,7	0,7	0,8	0,7	0,1	—	0,1	—	0,2	—
3	0,4	0,8	0,7	0,9	0,9	1,0	0,3	0,1	0,2	0,1	0,5	0,2
4	0,6	0,9	0,8	1,0	1,0	1,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,4	0,2
5	0,5	0,7	0,7	0,8	0,9	0,8	0,2	0,1	0,2	—	0,4	0,1
6	0,6	0,7	0,6	0,7	0,6	0,7	0,1	—	—	—	0,1	—
	3,3	4,4	4,1	4,7	4,8	4,9	0,9	0,3	0,7	0,2	1,6	0,5

Gesammtlänge der gemessenen Zonen 1—6

vor		dem Ausgleich	nach	
i	a		i	a
3,3	4,4		4,8	4,9

Gesammtzuwachs i 1,6 mm, a 0,5 mm.

III. Sonstige Bewegungen des Kotyledon.

Wenn ich bisher gezeigt habe, dass die Krümmungen des Kotyledon in der Hauptsache auf innere Ursachen zurückzuführen sind, so soll damit nicht gesagt sein, dass er nicht auch geotropisch und heliotropisch reactionsfähig sei. Im Gegentheil will ich hier zeigen, dass auch diese Erscheinungen an demselben zu beachten sind. Die beiden Schenkel verhalten sich auch in dieser Beziehung wie ein Stengeltheil. Es ist keine Flanke in Bezug auf Bewegungsfähigkeit vor der andern bevorzugt, sondern alle sind in gleicher Weise zu verstärktem Wachsthum befähigt. Bei *Allium* sind es auch beide Schenkel, natürlich nur solange, als der freie Schenkel überhaupt wachsthumsfähig ist. Trennt man die beiden Schenkel am Knie von einander und legt den Topf, in welchem sich die Pflanzen befinden, horizontal, so richten sich beide Schenkel innerhalb 24 Stunden vollständig senkrecht auf. Verfährt man ebenso mit Keimlingen von *Hyacinthus* oder *Galtonia*, so richtet sich nur der basale Schenkel auf, während der andere in seiner alten Lage beharrt.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, wie dieser negative Geotropismus dazu dient, das Knie in die für seine Entwicklung

nöthige Lage zu bringen. Wäre der Kotyledon nicht geotropisch, so würde es nicht möglich sein, dass das Knie, welches, wie gezeigt wurde, an jeder beliebigen Flanke sich anlegen kann, doch immer nach oben hin sich richtet, um das Erdreich zu durchbrechen. In der That findet man ja auch bei den am Klinostaten keimenden Pflanzen die Krümmung nach den verschiedenen Richtungen im Boden vordringen.

Dass der Kotyledon auch auf einseitige Beleuchtung reagirt und sich dem Lichte zuwendet, und dass auch hierbei alle Flanken sich gleichmässig verhalten, sei nur kurz erwähnt.

Auch die von Darwin[1]) als Circumnutation bezeichnete Bewegungsform kann man sehr gut am Kotyledon von *Allium* beobachten. Besonders deutlich tritt sie während der Geradestreckung des Kotyledon an dem basalen Schenkel auf. Ganz abnorm gestaltet sich diese Circumnutation bei am Klinostaten wachsenden Keimlingen, sodass man hier nicht erst die von Darwin benutzten Vergrösserungsmethoden anzuwenden braucht, um dieselben zu beobachten[2]). Es geht daraus auch hervor, dass unter normalen Verhältnissen der Geotropismus der Circumnutation entgegenwirkt, insofern er den Pflanzentheilen eine mehr gerade Richtung aufnöthigt.

Endlich möchte ich noch auf die an dem Kotyledon wahrnehmbaren Torsionen hinweisen. Markirte ich die Schenkel an der mir zugekehrten Seite, so fand ich oft am nächsten Tage die Marken nach innen oder aussen gedreht, später kehrten sie dann mitunter in ihre erste Lage zurück oder bewegten sich in anderer Weise weiter. Dabei war keine Uebereinstimmung im Verhalten der beiden Schenkel zu beobachten, sondern jeder führte die Torsion unabhängig vom andern aus. Befreite ich die Schenkel von ihren Fixpunkten, so wurde die Drehung nicht rückgängig gemacht; die jeweilige Stellung wurde demnach durch Wachsthum fixirt. Diese Torsionen sind namentlich beim Messen des Längenwachsthums oft recht störend, besonders dann, wenn die Marken nach der Innenseite rücken, sodass sie vom andern Schenkel verdeckt werden.

---

1) Darwin, l. c., p. 48.

2) Nicht zu verwechseln mit den beim Drehen am Klinostaten sich ergebenden passiven Hin- und Herbewegungen.

IV. Die Protuberanz.

Bei Erörterung der Ausgleichung wies ich darauf hin, dass bei *Allium* häufig keine vollständige Geradestreckung zu Stande kommt, und dass dies seinen Grund darin hat, dass an der knieförmigen Umbiegung des Kotyledon eine polsterartige Anschwellung sich bildet, die den Eindruck macht, als ob sie ein Gelenkpolster darstelle. Dass es sich jedoch darum nicht handelt, beweist schon der erwähnte Umstand, dass diese Anschwellung nicht bei der Geradestreckung betheiligt ist, sondern im Gegentheil dieselbe da, wo sie vorhanden ist, verhindert oder doch wenigstens stark beeinträchtigt.

Haberlandt[1]) hat zuerst darauf hingewiesen, dass dieser „Parenchymkegel" es ist, mit dem die Keimpflanze den Boden durchbricht. Auch Darwin[2]) erwähnt diese Anschwellung unter dem Namen „Protuberanz" und nimmt an, dass sie eine spezielle Anpassung zum Durchbrechen des Bodens ist, indem sie diesem Zwecke ebenso entspricht wie die messerförmige weisse Leiste am Scheitel des geraden Kotyledon der Gramineen. Sachs erwähnt sie nicht, aber die Abbildungen (bes. Fig. 45, III, Seite 649) zeigen, dass er dieselbe beobachtet hat. Klebs[3]) giebt an, dass es ihm nicht möglich war, bei *A. Porrum* die Anschwellung zu beobachten, und ebensowenig konnte Schlickum[4]) bei *A. fistulosum*, welches er untersuchte, dieselbe nachweisen. Ich suchte der Sache weiter nachzugehen und legte mir vor allem die Frage vor, welche äusseren Einflüsse es seien, welche zur Entstehung dieser merkwürdigen Erscheinung Veranlassung geben; denn dass irgend welche äusseren Bedingungen und nicht innere Disposition maassgebend sind, geht aus der Thatsache hervor, dass die Protuberanz bald aus-

gesetztem Sinne auf einander stossenden Saftströme. Ich kann dieses „ohne Zweifel" aber ebensowenig unterschreiben wie die Meinung Haberlandt's [1]), welcher als „sicher" annimmt, „dass es die Nutation des Keimblattes war, welche zu dieser auffallenden anatomisch-morphologischen Eigenthümlichkeit führte", denn es müsste sich dieselbe dann an allen Keimlingen, welche die Nutationskrümmung ausführen, vorfinden.

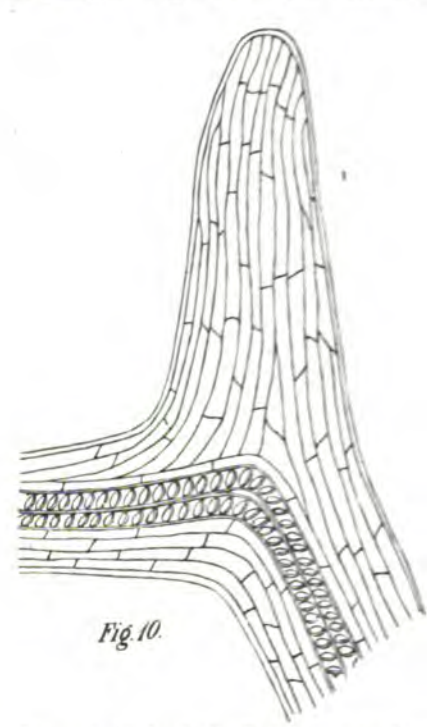
Zunächst kann man sehr leicht constatiren, dass immer dann, wenn der Same auf der Oberfläche keimt oder nur sehr wenig mit Erde bedeckt ist, die Protuberanz nicht ausgebildet wird. Ich legte nun Samen verschieden tief ein und zwar 1, 2, 3, 5 und 10 mm. Die Versuche stellte ich so an, dass ich gesiebte Erde gut ebnete, darauf die Samen legte und nun Erde darüber siebte und glatt drückte. Den Maassstab hatte ich am Innenrande des Topfes aufgetragen. Es zeigte sich nun, dass, wenn ich die Samen 2—3 mm hoch mit Erde bedeckte, die Pflänzchen noch ohne den Parenchymkegel erschienen; säte ich $^1/_2$ cm tief, so bildete sich derselbe bei einer Anzahl aus, bei anderen nicht, oder er war nur ganz schwach angedeutet; säte ich aber 1 cm tief, so erschien nunmehr bei allen Keimlingen eine deutlich ausgebildete Protuberanz und erreichte mitunter eine beträchtliche Grösse. Eine noch tiefere Unterbringung der Samen (etwa bis 2 cm) hat auf die Ausbildung der Protuberanz scheinbar keinen weiteren Einfluss.

Ich habe daraufhin sehr viele *Allium*-Arten untersucht und bei allen, mit Ausnahme von *A. Victorialis* und *A. ursinum*, welche überhaupt einem anderen Keimungstypus angehören, die Protuberanz wohl entwickelt gefunden, wenn auch in verschiedenem Grade, vor allem auch bei *A. porrum* uud *A. fistulosum*. Besonders gross ist die Protuberanz bei *A. odorum* ausgebildet. Sie erreicht hier (s. Fig. 7) nicht selten die ansehnliche Grösse von 2 mm und darüber. Ich benutzte deshalb zu meinen ferneren Versuchen neben *A. cepa* immer auch diese Species. Wenn der Keimling die Erde durchbricht, hat der Parenchymkegel noch nicht seine definitive Grösse erreicht, er besitzt zunächst weisse Farbe, bildet aber sehr bald in seinen Zellen Chorophyll aus. Dabei wächst er noch weiter in die Länge und erreicht häufig das Doppelte seiner ursprünglichen Grösse. Da die Zellen aber nunmehr ihr Wachsthum einstellen, so setzen sie der späteren Ausgleichung häufig einen Widerstand entgegen, so-

1) Haberlandt, l. c., p. 78.

dass die beiden Schenkel auch später einen stumpfen Winkel bilden, an dessen Ecke die Protuberanz sitzt (s. Fig. 7c). An anderen, in derselben Weise keimenden Pflanzen konnte ich einen ähnlichen Gewebehöcker nicht beobachten[1]).

Was den anatomischen Bau anbelangt, so verweise ich auf die beigefügte Fig. 10. Aus derselben ist auch ersichtlich, dass es sich nicht um Zellvermehrung handelt, sondern dass sich die vorhandenen Zellen nur bedeutend in die Länge gestreckt haben. Der Längendurchmesser dieser Zellen betrug im Mittel 0.641 mm, doch gelangten solche von 0,7 und 0,75 mm zur Beobachtung. Das Gefässbündel erleidet mitunter an der Protuberanz eine kleine Ausbiegung, tritt aber nicht in dieselbe ein.



Längsschnitt durch die Protuberanz in der Richtung der Krümmungsebene des Kotyledon.

Bedenkt man, dass bei dem Tieferlegen der Samen dieselben einmal der Einwirkung des Lichtes entzogen werden, zum andern aber bei der Keimung ein grösserer Widerstand zu überwinden ist, so ergeben sich hieraus die nöthigen Versuchsreihen, indem vorerst zu untersuchen ist, welcher von den beiden Faktoren in Betracht kommt. Entweder sind dabei die Keimlinge in einem Medium zu ziehen, in dem das Licht genügenden Zutritt hat, die Reibung aber in möglichst natürlicher Weise vorhanden ist; dann muss, wenn Dunkelheit die Ursache ist, die Protuberanz ausbleiben; oder die Keimlinge sind so zu kultiviren, dass sie einer möglichst geringen Reibung ausgesetzt sind, dabei aber dunkel stehen.

1) Dagegen giebt Göbel in seiner Organographie p. 596 eine Abbildung einer unbekannten Monokotyle, welche in einem Topfe keimte, in dem australische Samen zur … kommen waren. Sowohl Text als Abbildung lassen es mir als höchst wahr… rscheinen, dass es sich um dieselbe Erscheinung handelt wie bei *Allium*. … atsache, dass der im Samen festgehaltene Schenkel vertrocknet, konnten wir … beobachten.

Ich führte folgende Versuche aus:

1. Es wurden Samen in eine Cüvette hinter eine Glaswand gelegt und mit Erde 1 cm bedeckt, hier war also Druck ev. Reibung vorhanden, aber das Licht konnte einwirken. Es zeigte sich keine Spur einer Protuberanz, die Kotyledonen konnten sich daher später auch vollständig gerade strecken, sodass oft keine Andeutung der früheren Krümmung übrig blieb. Stellte ich dagegen ebensolche Kulturen ins Dunkle, so wurde die Protuberanz gebildet. Die Verdunkelung muss dabei in sehr sorgfältiger Weise geschehen, und genügt es z. B. meist nicht, wenn man nur einen dunklen Cylinder über die Gefässe stülpt, da dann zumeist vom unteren Rande noch Licht einzudringen vermag, welches hinreicht, um den Parenchymkegel nicht zur Ausbildung kommen zu lassen.

Ich habe den Versuch noch in etwas veränderter Form mit dem gleichen Resultat ausgeführt. Ich brachte zwischen 2 Glasplatten, die einen Abstand von etwa 1 cm hatten, eine Erdschicht und darauf die Samen, welche wieder 1 cm hoch mit Erde bedeckt wurden. Diese hatten so eine natürlichere Lage als hinter der Glaswand und waren doch noch genügend der Beleuchtung zugängig. Man sieht auch aus diesem Versuch, eine wie geringe Lichtintensität schon hinreicht, die Ausbildung der Protuberanz zu unterdrücken. Daraus erklärt es sich auch zum grössten Theil, dass bei der Kultur in Sägespähnen und Sand die Protuberanz immer ausbleibt, denn in diesen Medien geht die Wirkung des Lichtes viel tiefer als in Erde. Man kann das leicht beurtheilen, wenn man eine entsprechend dicke Schicht zwischen Glasplatten bringt und gegen das Licht hält.

2. Freiliegende Samen wurden im dampfgesättigten Raume zur Entwicklung gebracht, einmal im Licht, das andere Mal im Dunkeln. Es zeigte sich bei beiden Versuchen keine Anschwellung, doch unterschieden sich die im Dunkeln erwachsenen Keimlinge insofern etwas von den anderen, als die Krümmung etwas spitzer erschien und auch nicht vollständig wieder verschwand. Aber soviel geht aus dem Versuch hervor, dass Dunkelheit allein auch nicht im Stande ist, die Protuberanz entstehen zu lassen.

3. Es wurden Samen in recht lockerem Sägemehl, das also einen geringen Widerstand bot, 1—1½ cm tief gesät und einige Töpfe hell, andere dunkel gestellt. Es bildete sich ebenfalls keine Protuberanz; doch zeigten die im Dunkeln erwachsenen Pflänzchen die beim vorigen Versuch erwähnte Abweichung, auch war bei

einigen Exemplaren ein ganz minimaler, fast punktförmiger Gewebehöcker zu bemerken. Ebenso verhielten sich die Pflänzchen, welche ich in derselben Weise in Glasperlen und ganz feinem Sande kultivirte. Bei den in gewöhnlichem Flusssand gezogenen Keimlingen war dieser Höcker etwas grösser, aber erreichte bei weitem nicht die normale Grösse.

Aus diesen Versuchen geht unzweifelhaft hervor, dass Dunkelheit ein wesentliches Erforderniss für das Zustandekommen des Parenchymkegels ist; doch ist auch deutlich zu erkennen, dass es nicht der einzige Factor ist; denn sonst müsste bei den Kulturen in Sand, Sägespänen u. s. w. die Protuberanz ebenso erscheinen wie in Erde, sobald man diese Kulturen dunkel stellt.

Welches dieser andere Factor ist, sollen die folgenden Versuche zeigen. Zunächst vermochte ich festzustellen, dass für die Ausbildung der Protuberanz in erster Linie die Beschaffenheit des darüberliegenden Materials maassgebend ist. Legte ich z. B. die Samen auf Erde und bedeckte sie 1 cm hoch mit Sand, so blieb die Protuberanz aus oder war nur sehr klein, legte ich aber die Samen auf Sand, und bedeckte sie mit Erde, so war die Ausbildung ganz normal. Daraus geht zugleich hervor, dass es wohl nicht die besseren Ernährungsverhältnisse sind, welche die Entstehung der Protuberanz in Erde begünstigen. Diese Annahme wurde auch bestätigt durch Kulturen in Sand, welche mit Nährlösung begossen wurden.

Es kann somit nur die Reibung noch als mitbestimmender Factor in Betracht kommen. Auffällig ist es aber, dass bei den Kulturen in Sand die Protuberanz viel kleiner ist als in Erde, oft sogar ganz ausbleibt, da man annehmen darf, dass in Sand die Reibung ziemlich bedeutend ist. Man muss jedoch bedenken, dass die Reibung in Sand wesentlich anderer Natur ist als in Erde, insofern der Sand meist aus abgerundeten, glatten Körnchen besteht. Es galt daher, nach einem Medium zu suchen, welches ähnliche Verhältnisse bezüglich der Reibung darbietet wie Erde. Als solches glaube ich nach vielen vergeblichen Versuchen eine Mischung von Sand und Sägespänen betrachten zu können. Ich benutzte zuletzt eine solche von gleichen Theilen der beiden Bestandtheile, und es zeigte sich, dass ich jetzt die normale Ausbildung der Protuberanz erhielt, sobald ich die Kulturen gleichzeitig dunkel stellte. Am Licht blieb auch hier die Anschwellung aus. Der eigentlich wirk-

same Bestandtheil in dieser Mischung sind die rauhen Holztheilchen, während der Sand nur dazu dient, die Verschiebung derselben zu verhindern. Andere Versuche, Reibung an dem Knie zu erzeugen, waren nur von schwachem Erfolg begleitet. Es liegt dies wohl zum grössten Theil daran, dass es ausserhalb eines richtigen Keimbettes nur sehr schwer gelingt, eine so innige Berührung herzustellen, wie es zur Erzeugung der Protuberanz nöthig ist. Auch vermochte ich festzustellen, dass die Berührung nur dann von Erfolg ist, wenn sie auf sehr frühen Stadien, wohl gleich bei der ersten Anlage des Kniees erfolgt. Legte ich z. B. Keimlinge, welche ich freiliegend etwa 1 cm lang werden liess, nunmehr in Erde und zwar in Verhältnisse, in welchen sonst die Protuberanz am grössten wird, so blieb dieselbe jetzt aus.

Aus diesen Versuchen ergiebt sich, dass für das Zustandekommen der Protuberanz in erster Linie Dunkelheit maassgebend ist, dass durch Reibung dieselbe aber vergrössert wird.

Schlussbemerkungen.

Im Anschlusse an meine Untersuchungen über *Allium* habe ich eine Reihe von Versuchen über die Nutationskrümmungen dikotyler Keimpflanzen gemacht, welche mich zu einigen Resultaten führten, welche ich kurz erwähnen möchte, da sie mit meinem Gegenstande in engem Zusammenhange stehen. Die Versuche stellte ich an mit *Helianthus*, *Curcurbita* und *Ricinus*. Was ich hier zu bemerken habe, gilt von *Ricinus*, während die Beobachtungen an *Helianthus* die von Vöchting[1]) gemachten Angaben bestätigten. Samen von *Ricinus* steckte ich so, dass das Wurzelende nach unten gerichtet war, während der Same oben noch ein Stück über die Erde hervorragte. So beschickte Töpfe brachte ich an den Klinostaten und stellte einen Apparat im Dunkeln, den andern am Licht auf. Gleichzeitig wurden Vergleichstöpfe in normaler Stellung daneben aufgestellt. Nachdem die Keimung begonnen, wurde der Same zunächst ein Stück in die Höhe geschoben, dann begann die Nutationskrümmung. Entgegen dem Verhalten von *Helianthus* konnte ich nun feststellen, dass die Krümmung nicht nur den Be-

1) Vöchting, Blüthen und Früchte, p. 187.

trag der unter normalen Verhältnissen keimenden erreichte, sondern meist noch darüber hinausging. Ich habe keinen Keimling beobachtet, bei dem sie weniger als 180° betragen hätte, wohl aber ging sie häufig darüber hinaus und führte nicht selten zu einer Schleifenbildung.

Der Ausgleich der Krümmung verlief am Klinostaten bei weitem langsamer. Zur Zeit, als die unter normalen Verhältnissen stehenden Keimpflanzen bereits vollständig gerade gestreckt waren, begannen die am Klinostaten erst umzukehren, und vollzogen die Geradestreckung erst drei Tage später. Dabei war das Verhalten der Pflanzen im Licht und Dunkeln im wesentlichen gleich.

Das sind genau dieselben Erscheinungen, welche ich auch am Kotyledon von *Allium* beobachtet habe. Ich glaube daraus schliessen zu müssen, dass das Hypokotyl von *Ricinus* wohl zu autonomen Nutationskrümmungen befähigt ist, dass ihm aber ausserdem negativer Geotropismus zukommt. Unter normalen Verhältnissen wirkt dieser der autonomen Nutation bei der Nickbewegung entgegen, und es kommt daher nicht zu einer so starken Krümmung wie am Klinostaten, später bei der Ausgleichung wirken autonome Wachsthumsrichtung und Geotropismus im gleichen Sinne, daher die raschere Ausgleichung.

Es giebt sicher eine Reihe von Nutationserscheinungen, die rein autonom sind, wie wir andererseits solche kennen, die nur vom Geotropismus oder sonstigen äusseren Einflüssen beherrscht werden; hier aber bei *Ricinus* sowohl als *Allium* haben wir es mit einer combinirten Erscheinung zu thun, und es erscheint ganz begreiflich, dass es derartige combinirte Erscheinungen geben muss, wenn man bedenkt, dass die autonomen Nutationskrümmungen wohl weiter nichts sind, als im Laufe der Zeit festgewordene paratonische Bewegungen.

Resultate.

Zum Schlusse sei es gestattet, noch einmal die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit kurz zusammenzufassen:

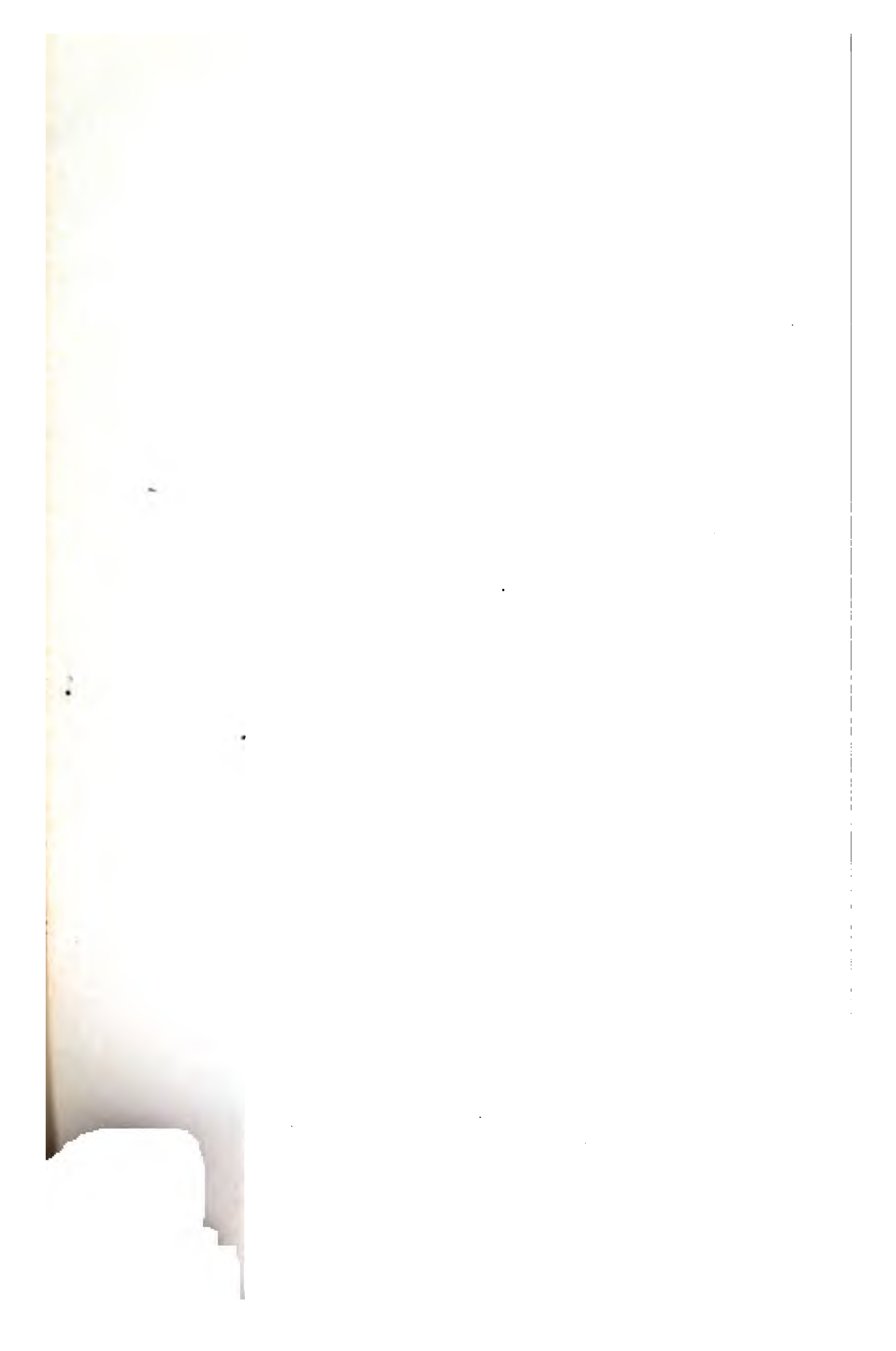
1. Die Nutationskrümmung von *Allium* sowie der untersuchten Vergleichspflanzen ist ihrer Anlage nach autonom. Die weitere Ausgestaltung wird jedoch durch den negativen Geotropismus, welcher die Krümmungsebene bestimmt und durch die Beschaffen-

heit des Substrats, durch welche ein mehr oder minder scharfes Knie bedingt wird, beeinflusst.

2. Der Ausgleich ist der Hauptsache nach ebenfalls autonom, der Schwerkraft kommt aber auch hierbei ein gewisser richtender Einfluss zu.

3. Bezüglich der bei *Allium* auftretenden Protuberanz konnte nachgewiesen werden, dass die Ausbildung derselben davon abhängig ist, wie tief die Samen in den Boden gebracht werden, und zwar sind die wirkenden Factoren im einzelnen Dunkelheit und Reibung.

Leipzig, Botanisches Institut, 1902.



Inhalt
des vorliegenden 1. Heftes, Band XXXVIII.

Seite

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik



Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Achtunddreissigster Band. Zweites Heft

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1902

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29**

Heftes.

Inhalt des vorliegenden

1. Band

Inhalt des vorhergehenden Heftes.

Umwandlung der Eiweissstoffe durch die niederen Pilze im Zusammenhange mit einigen Bedingungen ihrer Entwickelung.

Von

Wl. Butkewitsch.

Unter den anderen Mikroorganismen nehmen die Schimmelpilze sowohl in Folge ihrer Verbreitung und Rolle in der Natur, als auch in Folge ihrer Bedeutung in der Technik und in anderen Gebieten, die auf diese oder jene Weise mit dem praktischen Leben in Berührung kommen, eine ansehnliche Stelle ein. Von den Fragen über die Stoffmetamorphose, von der die Entwickelung dieser Mikroorganismen auf verschiedenen Substanzen begleitet wird, ist die Frage über die Umwandlung der Eiweissstoffe, trotz ihres theoretischen und praktischen Interesses, bisher noch nicht der Gegenstand eines einigermassen systematischen Studiums gewesen. Die Literatur weist uns über diese Frage nur zufällige, bruchstückweise Angaben auf, die oft nur beiläufig bei anderweitigen Untersuchungen erhalten wurden. Die vorhandenen Beobachtungen über die durch Schimmelpilze hervorgerufenen Umwandlungen der Eiweissstoffe beziehen sich meistentheils nur auf die äusserlichen Erscheinungen: Coagulation, Auflösung u. s. w. Was die Producte der Eiweissumwandlung anbetrifft, so gilt hier nur die Thatsache der Ammoniakbildung als festgestellt[1]). Die verbreitete Meinung, dass das letztere, wenn nicht das einzige, so mindestens das hauptsächlichste Zersetzungsproduct der Eiweissstoffe durch Schimmelpilze sei[2]), ist nicht auf experimentellem Wege begründet, sondern stützt sich auf die Annahme, wonach die Schimmelpilze für oxydirende Mikroorganismen par excellence angesehen werden, welche

1) Vergl. Nägeli, Botan. Mittheil. 1881, Bd. 3; — Wehmer, Botan. Ztg. 1891, p. 233; — Marchal, Centralbl. f. Bakteriol. etc. 1895, Abth. II, Bd. I, p. 753.

2) Vergl. W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVIII, 1895, p. 262.

die organischen Substanzen bis auf die endgültigen Oxydationsproducte zerspalten.

Zur Untersuchung des Umwandlungsprocesses der Eiweissstoffe durch Schimmelpilze schreitend, habe ich zuerst Versuche zur Prüfung der Frage, ob Ammoniak das einzige Product dieser Umwandlung wäre, oder ausser ihm auch noch andere stickstoffhaltige Substanzen erzeugt würden, angestellt. Als ich solche Stoffe entdeckt und unter ihnen die Anwesenheit von Amidosäuren nachgewiesen hatte, suchte ich die Entstehung derselben bei der Entwickelung von Pilzen mit der Einwirkung der proteolytischen Enzyme, die von den letzteren producirt werden, in Zusammenhang zu bringen und die Beziehung des Ammoniaks zu anderen ihn begleitenden Producten aufzuklären.

Aufgabe der weiteren Versuche war die Untersuchung über den Einfluss einiger Kulturbedingungen: Reaction der Nährlösung, Anwesenheit von Kohlenhydraten u. a., auf die Umwandlung der Eiweissstoffe durch Schimmelpilze.

Ausserdem berühre ich in meiner Arbeit beiläufig auch einige andere Punkte, z. B. den Einfluss der Zusammensetzung der Nährlösungen auf die Erzeugung und Ausscheidung von proteolytischen Enzymen durch Schimmelpilze, die Verwerthung des Ammoniaks der Ammonsalze verschiedener Säuren durch dieselben, die Fähigkeit der Pilze, Rohrzucker ohne vorhergehende Inversion desselben sich anzueignen u. s. w.

Dies sind im allgemeinen diejenigen Fragen, um die es sich in der vorliegenden Schrift handelt. Bevor ich aber zur Beschreibung der Versuche übergehe, muss ich einige allgemeine Anmerkungen über die Anstellung der Kulturen und über die Methoden, deren ich mich bei ihrer Untersuchung bedient habe, voraus-

Was die Mineralsalze anbetrifft, so wurden sie in solcher Menge hinzugethan, dass ihr Gesammtgehalt 0,2 % ausmachte. Ausser KH_2PO_4 und $MgSO_4$ wurden hierzu auch kleine Quantitäten Fe_2Cl_6 und $ZnSO_4$ verwendet. Von diesen Salzen wurde folgende Mischung bereitet: 100 ccm 10proc. Lösung KH_2PO_4, 50 ccm 10proc. Lösung $MgSO_4$ und je 5 ccm 10proc. Lösung von Fe_2Cl_6 und $ZnSO_4$; und von dieser Mischung wurde auf 100 ccm der für die Kultur bestimmten Nährlösung 2 ccm genommen. Ausserdem wurde diese etwas durch H_3PO_4 angesäuert.

In den Fällen, wo die Kulturen in Anwesenheit von Zucker gezogen wurden, wurde gewöhnlich Rohrzucker genommen, nur bei einigen Kulturen von *Mucor* wurde dieser durch Traubenzucker ersetzt. In verschiedenen Fällen wurden verschiedene Quantitäten Zucker (3—15 %) verwendet. Kleinere Mengen Zucker wurden zur Förderung der ursprünglichen Entwickelung des Pilzmycels auch in den Fällen in die Nährlösung gebracht, wo die Untersuchung der durch die Entwickelung des Pilzes auf reinem „Pepton“ hervorgerufenen Umwandlungen ins Auge gefasst worden war; zu diesen Kulturen wurden nur solche Mengen Zucker hinzugesetzt, dass dessen Gehalt in der Flüssigkeit in den meisten Fällen 0,2 % nicht überstieg.

Für jede Kultur wurden gewöhnlich 100 oder 50 ccm Nährlösung genommen und in niedrige Erlenmeyer'sche Kolben mit breitem Boden hineingebracht. Kulturen mit einem grösseren Quantum Flüssigkeit wurden nur in solchen Fällen angestellt, wenn nicht nur eine quantitative, sondern auch eine qualitative Untersuchung vorgenommen werden sollte. In diesen Fällen wurden gewöhnliche runde, ungefähr 1 l fassende Kolben genommen, und in jeden Kolben 250 ccm Flüssigkeit hineingebracht. Die für die Kulturen zubereiteten Kolben mit den Nährlösungen wurden mit Watte zugestopft und zweimaliger Sterilisation in einem gewöhnlichen Dampfsterilisator unterworfen; die zweite Sterilisation folgte der ersten nach 24 Stunden.

Die Impfung wurde mittels einer Platinnadel mit von reinen Pilzkulturen auf Gelatine genommenen Sporen vollzogen.

Nach der Aussaat wurden die Kolben in einen Thermostaten gebracht, in welchem die Temperatur die ganze Zeit auf der gleichen Höhe erhalten wurde. Fast sämmtliche Kulturen wurden bei 27—28° gezogen. Wo die Temperatur eine andere war, da wird es bei der speciellen Beschreibung der Versuche angegeben sein. Die Dauer des Verbleibens der Kulturen im Thermostaten

war, abhängig von der Art des Pilzes, von der Zusammensetzung der Nährlösung, von der Bestimmung der Kultur u. a., sehr verschieden und schwankte in den einzelnen Fällen zwischen 5 Tagen und 1 Monat und länger.

Einer näheren Untersuchung wurden nur diejenigen Kulturen unterworfen, über deren Reinheit keine Zweifel existirten. Die Flüssigkeit der zur Analyse genommenen Kultur wurde durch Filtrirpapier von der Pilzdecke abfiltrirt, die letzte wurde mit Wasser ausgewaschen und das Waschwasser dem Filtrat hinzugefügt. Die ausgewaschene Decke wurde zwischen Papierbogen abgepresst und direct oder nach Austrocknen bei 100—105° gewogen.

War die von der Pilzdecke abfiltrirte Kulturflüssigkeit zur quantitativen Analyse bestimmt, so wurde sie auf ein bestimmtes Volumen verdünnt, von welchem zu den einzelnen Proben genau abgemessene Quantitäten genommen wurden. Um die Umwandlungen, welche das für die Kultur genommene „Pepton“ bei der Entwickelung des Pilzes erlitten hatte, zu charakterisiren, wurde in der Kulturlösung erstens der Gesammtgehalt des in derselben noch zurückgebliebenen Stickstoffs, zweitens der Stickstoff der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, und zuletzt der Ammoniakstickstoff bestimmt.

Der Gesammtstickstoff wurde in einem abgemessenen Flüssigkeitsvolumen in der üblichen Weise nach Kjeldahl bestimmt. Für die beiden anderen Bestimmungen wurden andere Proben von der Flüssigkeit genommen. Wenn die letztere die saure oder die alkalische Reaction zeigte, so wurde sie vorerst neutralisirt (Indicator Lackmus), im ersten Falle durch Hinzugabe von Aetzlaugenlösung, im zweiten durch Zusatz von Essigsäurelösung, und aus der neutralen Flüssigkeit wurde das unveränderte „Pepton“ mit Tannin gefällt. Eine wässrige Tanninlösung wurde solange hinzugegossen, bis sich kein Niederschlag mehr bildete, und nach Zusatz einiger Tropfen Bleizuckerlösung (zur Erleichterung des Filtrirens) wurde die Flüssigkeit abfiltrirt. Aus dem Filtrat wurde das Tannin durch Bleizucker entfernt; eine Lösung des letzteren wurde allmählich solange hinzugegossen, bis ein weiterer Zusatz derselben in der Flüssigkeit keinen Niederschlag mehr hervorrief; darauf wurde die Flüssigkeit zusammen mit dem Niederschlage auf ein bestimmtes Volumen verdünnt und abfiltrirt. In einzelnen Proben des Filtrats wurde der Gesammtstickstoff und der Ammoniakstickstoff bestimmt, [illegible] erstere nach Kjeldahl, der letztere durch Destillation mit [illegible]sia.

Zur Controlle des angegebenen Verfahrens der Ammoniakbestimmung habe ich bei den ersten Versuchen neben ihm auch die von Bosshard vorgeschlagene Methode derselben angewendet[1]). Aus der in beschriebener Weise mit Tannin und Bleizucker behandelten und mit Schwefelsäure soweit angesäuerten Flüssigkeit, dass der Säuregehalt 2—3 % betrug, wurde das Ammoniak mittels Phosphorwolframsäure gefällt und aus dem auf einem Filter gesammelten Niederschlage, nach Auswaschen desselben mit 5proc. Schwefelsäure unter einem kleinen Zusatze von Phosphorwolframsäure, durch Kochen mit Magnesia abdestillirt. Da beide Methoden völlig übereinstimmende Resultate ergaben, so wurde bei den weiteren Versuchen das Ammoniak immer nur nach der ersten Methode bestimmt, d. h. durch unmittelbare Destillation der Flüssigkeit mit Magnesia.

Das Unzulängliche des bezeichneten Verfahrens zur Bestimmung der Umwandlungsproducte des „Peptons" bestand darin, dass Tannin einen Theil der in Witt's „Pepton"-Präparat selbst enthaltenen Stoffe nicht fällte. Der Stickstoff der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen betrug ungefähr 11—12 % des ganzen im „Pepton" enthaltenen N. Ein Theil des Stickstoffs dieser Substanzen wurde bei der Destillation mit Magnesia in Gestalt von Ammoniak erhalten, dessen Stickstoff 1—2 % des ganzen Peptonstickstoffs ausmachte. Von anderen Reagentien, welche gewöhnlich zur Fällung des Peptons gebraucht werden, habe ich noch die Phosphorwolframsäure versucht, allein auch mit diesem Reagens war eine vollständige Ausscheidung der in Witt's „Pepton" enthaltenen Substanzen nicht zu erreichen. Nach den aufeinander folgenden Fällungen mit Tannin, Bleizucker und Phosphorwolframsäure betrug der Stickstoffgehalt der in der Lösung zurückgebliebenen Stoffe noch ca. 8,0 % des Gesammtstickstoffs des für die Analyse genommenen „Pepton". Da die Anwendung von Phosphorwolframsäure, welche im Vergleich mit Tannin keine Vortheile im Sinne einer vollständigeren Ausscheidung des „Peptons" gewährte, in anderen Beziehungen aber mit bedeutenden Complicationen verbunden war, so wurden bei fast allen Versuchen nur Tannin und Bleizucker als Fällungsmittel angewendet.

Nur in einigen Fällen beschränkte ich mich nicht auf die Be-

---

1) E. Bosshard, Ueber Ammoniakbestimmung in Pflanzensäften und Pflanzenextracten. Zeitschr. f. analyt. Chemie, Bd. XXII, 1883, p. 329.

stimmung des Gesammtstickstoffs der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen und des Ammoniakstickstoffs, sondern bestimmte in der von den mit Tannin gefällten Substanzen befreiten Flüssigkeit noch den Stickstoff der durch Phosphorwolframsäure fällbaren Substanzen. In diesen Fällen wurde die Fällung ebenso vollzogen, wie bei der Ammoniakbestimmung nach Bosshard, und in dem gewonnenen Niederschlage, oder im Filtrat von demselben, wurde der Gesammtstickstoff nach Kjeldahl bestimmt.

Was die qualitative Analyse der durch Pilze im „Pepton" erzeugten Umwandlungsproducte anbetrifft, so führe ich ihren Gang in jedem einzelnen Falle bei der speciellen Beschreibung der Versuche an.

Nachdem ich diese allgemeinen Bemerkungen über die Anstellung und die Untersuchungsmethoden der Kulturen gemacht habe, gehe ich zur Auseinandersetzung der Ergebnisse meiner Versuche mit Kulturen von Schimmelpilzen auf „Pepton" in Abwesenheit von Zucker über.

Umwandlung des „Peptons" bei der Entwickelung von Schimmelpilzen auf demselben.

Aufgabe meiner ersten Versuche war vor allem die Lösung der Frage, ob bei der Spaltung des „Peptons" durch Schimmelpilze auch irgend welche andere Spaltungsproducte, ausser Ammoniak, erzeugt werden. Diese Frage konnte gelöst werden, indem man den Gesammtgehalt an Stickstoff in den Umwandlungsproducten des „Peptons" dem Gehalte an Ammoniakstickstoff entgegenstellte. Zur Bestimmung des ersteren wendete ich Fällung mit Tannin an, ungeachtet der Schwierigkeiten, welche bei diesem Verfahren dadurch entstehen konnten, dass in dem für die Kulturen genommenen „Pepton"-Präparate selbst durch Tannin nicht fällbare Substanzen enthalten waren, weil ich keine andere vollkommenere und zu gleicher Zeit genügend einfache Methode fand. An die quantitative Analyse schloss sich in den meisten Fällen auch eine qualitative Untersuchung der durch Tannin nicht fällbaren Producte; die Resultate dieser Untersuchungen führe ich neben den Ergebnissen der quantitativen Analyse an. In dieser Versuchsreihe sind folgende Arten von Pilzen untersucht worden: *Aspergillus niger* van Tiegh., *Penicillium glaucum* Lnk. und drei

Arten von *Mucor*, nämlich *Mucor racemosus* Fres., *M. stolonifer* Ehrenb. (*Rhizopus nigricans* Ehrenb.) und *M. Mucedo* Lnk.

Aspergillus niger.

Versuch 1. Für die Kultur wurden 200 ccm Nährlösung mit 4% „Pepton“, 0,1% Zucker und 0,1% Salze genommen. Dauer der Kultur 10 Tage. Nach Verlauf dieser Zeit besass die frische Pilzdecke ein Gewicht von 6 g. Die Kulturlösung hatte saure Reaction und enthielt viel Oxalsäure. Die Analyse ergab folgende Resultate:

		in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N[1])
Gesammt-N		540,78	92,3
Ammoniak-N durch Destill. mit MgO	im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	113,99	19,5
	im Phosphorwolframsäure-niederschlag	107,15	18,3
N im Filtrat vom Phosphorwolframsäure-Niederschlag		36,48	6,2

2. Versuch. Angestellt wurden 2 Kulturen; für jede wurden 200 ccm Nährlösung mit 4% „Pepton“, 0,1% Zucker und 0,2% Salze genommen. Dauer der Kulturen 3 Wochen. Die frischen Decken hatten ein Gewicht von 13 g. Die Flüssigkeit reagirte sauer und enthielt viel Oxalsäure. Die Resultate der quantitativen Analyse waren folgende:

		in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.		in % des Pepton-N	
Gesammt-N		522,27		89,3	
N der durch Tannin und Bleizucker nicht fällbaren Substanzen		468,55		80,1	
Ammoniak-N durch Destill. mit MgO	im Filtrat nach d. Fällung mit Tannin u. Bleizucker	346,19	344,70	59,2	58,9
	im Phosphorwolfram-säureniederschlag	343,21		58,7	
N im Filtrat vom Phosphorwolframsäure-Niederschlag		59,69		10,2	
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3		123,85		21,2	

Sowohl bei dem vorhergehenden als auch bei diesem Versuche ergaben die beiden Methoden der Ammoniakbestimmung, unmittel-

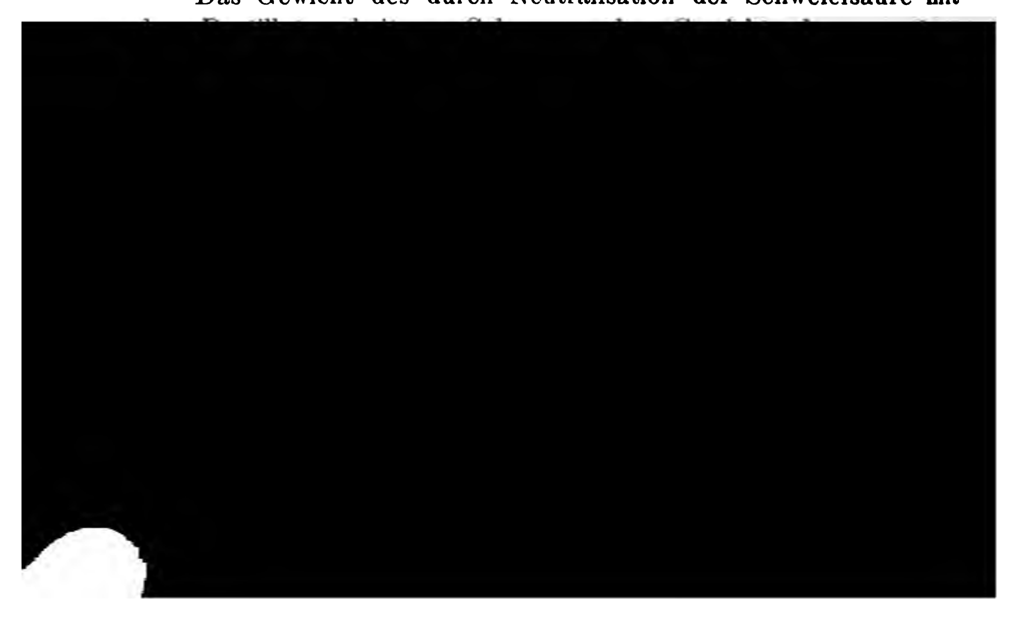
1) 4 g „Pepton“ enthalten 0,585 g N.

bar in der Flüssigkeit und im Phosphorwolframsäure-Niederschlag, völlig übereinstimmende Resultate. Um mich zu vergewissern, dass die Kulturflüssigkeit keine anderen flüchtigen Basen enthielt, welche beim Destilliren mit Magnesia mit dem Ammoniak zusammen in die Vorlage übergehen konnten, verfuhr ich folgendermassen. Von der mit Tannin und Bleizucker behandelten Lösung, welche nach den in den Tabellen angeführten Ammoniakbestimmungen übriggeblieben war, wurde soviel genommen, dass es mit einem kleinen Ueberschusse genügte, 20 ccm der titrirten Schwefelsäure, welche zur quantitativen Stickstoffbestimmung angewendet wurde, zu neutralisiren. Nachdem das angegebene Volum der letzteren in die Vorlage gebracht war, wurde die zu untersuchende Menge Flüssigkeit einer Destillation mit Magnesia unterworfen, die solange fortgesetzt wurde, bis die Flüssigkeit in der Vorlage die alkalische Reaction zeigte. Nach Beendigung der Destillation wurde die Flüssigkeit aus der Vorlage in eine Platinschale gegossen und im Wasserbade zum Trocknen eingedunstet. Der erhaltene Rückstand wurde in derselben Platinschale bei einer Temperatur von 100—105° ausgetrocknet und dann gewogen. Eine andere, der ersten gleiche Probe titrirter Schwefelsäure wurde durch Zusatz von Ammoniakflüssigkeit neutralisirt, darauf ebenfalls in einer Platinschale verdunstet, der Rückstand ausgetrocknet und gewogen.

Das Gewicht des ausgetrockneten Rückstandes, nach Verdampfen der 20 ccm titrirte Schwefelsäure enthaltenden und neutralisirten Flüssigkeit, betrug bei der Neutralisation

1. durch das Destillat	2. durch die Ammoniakflüssigkeit
0,669 g,	0,672 g.

Das Gewicht des durch Neutralisation der Schwefelsäure mit



„Peptons“. Der sich dabei bildende und hauptsächlich aus Bleioxalat bestehende Niederschlag wurde auf einem Filter gesammelt, mit Wasser ausgewaschen, durch Schwefelwasserstoff zerlegt, und im Filtrat vom Schwefelblei wurde der Stickstoffgehalt bestimmt. Die gewonnene Menge des letzteren auf 100 ccm der Kulturlösung zurückführend erhielt ich 6,82 mg, oder in Procenten des Pepton-N 1,17 %, also eine ganz unbeträchtliche Grösse. Man ersieht hieraus, dass die stickstoffhaltigen Substanzen, welche durch die combinirte Fällung mit Tannin und Bleizucker aus der Kulturflüssigkeit entfernt wurden, fast sämmtlich in dem Niederschlage durch Tannin enthalten waren.

Bei der Untersuchung der Kulturflüssigkeit des Versuchs 1 wurde noch die Beobachtung gemacht, dass ein Zusatz von Mercurinitrat zum Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker die Bildung eines ziemlich bedeutenden Niederschlages hervorrief. Da die für die Kulturen genommene „Pepton“-Lösung, nach einer vollständig gleichen vorherigen Behandlung, mit Mercurinitrat keinen Niederschlag gab, so musste man daraus schliessen, dass diejenigen Substanzen, welche durch dieses Reagens gefällt wurden, Umwandlungsproducte darstellen, die in Folge der Entwickelung des Pilzes im „Pepton“ erzeugt waren. Bei der Untersuchung der Kulturflüssigkeit des Versuchs 2 machte ich deshalb den Versuch, die Bestandtheile dieser Producte näher zu charakterisiren. Zu einem abgemessenen Volum der zu untersuchenden Flüssigkeit wurde, nach Behandlung derselben mit Tannin und Bleizucker, eine Mercurinitratlösung solange hinzugefügt, bis ein weiterer Zusatz keinen Niederschlag mehr erzeugte. Der Niederschlag wurde auf einem Filter gesammelt, mit Wasser ausgewaschen und mit Schwefelwasserstoff zerlegt. Im Filtrat vom Schwefelquecksilber wurde sowohl der Gesammtstickstoff als auch der Stickstoff des beim Destilliren mit Magnesia sich verflüchtigenden Ammoniaks bestimmt, in einer Probe unmittelbar, in einer anderen nach zweistündigem Kochen mit schwacher Salzsäure (nach Sachsse)[1]). Zweck der beiden letztgenannten Bestimmungen war die Lösung der Frage nach der Anwesenheit von Amiden in der zu prüfenden Flüssigkeit, die, falls sie wirklich unter den genannten Kulturbedingungen von *Aspergillus* erzeugt wurden, im Mercurinitratniederschlage enthalten sein mussten. Ganz natürlich konnte die Frage nach den Amiden hier entstehen, wenn man in Betracht zog, dass dieselben beim

1) Auf 100 ccm Flüssigkeit wurden 5 ccm concentrirter HCl genommen.

Zerfall von Eiweissstoffen in den höheren Pflanzen reichlich producirt werden. Die Berechnung auf Grund der bei den angeführten Bestimmungen ermittelten Resultate ergab folgende Zahlen für den Stickstoffgehalt in 100 ccm der Kulturflüssigkeit:

Gesammt-N der durch $Hg(NO_3)_2$ fällbaren Substanzen		62,25 mg,
darunter N des beim Destilliren mit MgO sich verflüchtigenden Ammoniak	unmittelbar . . .	24,73 „
	nach Kochen mit schwacher HCl .	25,58 „

Aus den angeführten Zahlen ist ersichtlich, dass ein bedeutender Theil des im Mercurinitratniederschlage enthaltenen Stickstoffs auf das Ammoniak fällt und dass die Menge des letzteren beim Kochen mit HCl nicht zunimmt. Auf solche Weise wird durch das erzielte Resultat die Frage nach der Anwesenheit von Amiden im negativen Sinne gelöst.

Versuch 3. Angestellt wurden 3 Kulturen mit je 250 ccm Flüssigkeit, welche 4 % Pepton, 0,5 % Zucker und 0,2 % Salze enthielt. Dauer der Kulturen 20 Tage. Gesammtgewicht der frischen Decken ca. 50 g. Die Flüssigkeit reagirte sauer und enthielt grosse Mengen Oxalsäure. Ein kleiner Theil der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit wurde für die quantitative Untersuchung zurückbehalten, das Uebrige wurde zur qualitativen Analyse verwendet. Aus der quantitativen Analyse ergab sich Folgendes:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
Gesammt-N	511,29	87,4
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	431,76	73,8
Ammoniak-N	338,02	57,8
N der durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3	93,74	16,0

Die Ergebnisse der quantitativen Analyse zeigen sowohl bei diesem, als auch bei den vorigen Versuchen, dass in der Flüssigkeit der *Aspergillus*-Kulturen auf „Pepton" unter den durch Tannin nicht fällbaren Substanzen ausser Ammoniak immer noch eine gewisse Menge anderer stickstoffhaltiger Producte zugegen war. Es entsteht die Frage nach der Herkunft dieser Stoffe. Oben wurde darauf hingewiesen, dass schon in der „Pepton"-Lösung selber durch

Tannin nicht fällbare Substanzen enthalten waren, deshalb stand die Vermuthung am nächsten, dass wir bei der Analyse der Kulturflüssigkeiten es mit den nämlichen Substanzen zu thun haben, die der sich entwickelnde Pilz unverbraucht und unverändert lässt. Allein wenn man sogar zugeben wollte, dass die ganze Gruppe dieser Stoffe des „Peptons" in den Kulturen unberührt gelassen werde, so deckt sich auch dann der ihnen zukommende Stickstoffgehalt nicht mit dem Stickstoffe der in den gleichen Beziehungen zu Tannin stehenden Substanzen in den Kulturen der Versuche 2 und 3. Es genügt in diesem Falle eine einfache Zusammenstellung der Ergebnisse einer quantitativen Analyse der Nährlösung vor und nach der Entwickelung des Pilzes auf derselben, um zu dem Schlusse zu kommen, dass unter den in Frage stehenden und in den Kulturen entdeckten Substanzen mindestens zum Theil auch durch den Pilz erzeugte Umwandlungsproducte des Peptons vorhanden sein müssen.

An dieser Stelle möchte ich die Resultate der Untersuchung einer Kultur aus einem anderen Versuche, dessen Beschreibung unten folgt, anführen, die annehmen lassen, dass die durch Tannin nicht fällbaren Substanzen des Peptons in der Kultur von *Aspergillus* nicht nur nicht unverändert bleiben, wie soeben angenommen wurde, sondern dass der Verbrauch und die Umwandlung derselben recht energisch vor sich geht, und dass sie vielleicht sogar früher als andere Bestandtheile des Peptons verbraucht werden. Die Kultur, auf welche ich mich hier beziehe, wurde mit 50 ccm Nährlösung derselben Zusammensetzung, wie im Versuche 1, angestellt. Nach 7 tägiger Entwickelung von *Aspergillus* auf dieser Flüssigkeit ergab die Analyse derselben folgendes: N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen 193,65 mg, darunter Ammoniak-N 183,43 mg, folglich war der Stickstoffgehalt der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme des NH_3, gleich 10,22 mg, was in pCt. des Stickstoffs des zur Kultur verwendeten „Peptons" ausgedrückt, 3,5 % ausmachte, während die entsprechende Zahl für das letztere 11—12 % ist. Es muss bemerkt werden, dass die im gegebenen Falle entdeckte Abnahme des Stickstoffs der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen den wirklichen Umfang ihres Verbrauchs nicht ausdrückt, weil neben dem Verbrauche, wie die Ergebnisse der Versuchs 2 und 3 unzweifelhaft beweisen, auch eine Neubildung solcher Stoffe auf Kosten anderer Bestandtheile des Peptons stattfindet.

Die von der quantitativen Untersuchung übriggebliebene Kulturflüssigkeit des Versuchs 3 benutzte ich, um eine qualitative Analyse der durch Tannin nicht fällbaren Producte auszuführen.

Nachdem die durch Tannin fällbaren Substanzen aus der Flüssigkeit entfernt und sie von dem letzteren durch Bleizucker und vom Blei durch Schwefelwasserstoff befreit war, wurde das Filtrat vom Schwefelblei im Wasserbade zu Syrup eingedunstet und stehen gelassen. Auf dem Boden der Schale setzte sich bald eine kleine Krystallschicht ab, welche augenscheinlich aus anorganischen Salzen bestand. Die von diesen Krystallen abfiltrirte Flüssigkeit wurde durch weiteres Eindampfen noch etwas mehr concentrirt. Nach langem Stehenlassen konnte man an der Oberfläche der Flüssigkeit eine spärliche Menge krystallinischer Ausscheidungen bemerken, welche ihrer äusseren Form nach Tyrosin ähnlich waren. Da die Isolirung dieser Ausscheidungen ihrer geringen Menge und der dicken Consistenz der Flüssigkeit wegen sehr schwer fiel, so verdünnte man erst die Flüssigkeit mit Wasser, worauf in derselben eine fractionirte Fällung mit Mercurinitrat vorgenommen wurde. Nach einem kleinen Zusatze dieses Reagens wurde der erzeugte braune Niederschlag von der Flüssigkeit getrennt und zum Filtrat wurde dasselbe Reagens in solcher Menge hinzugesetzt, dass eine weitere Zugabe keinen Niederschlag mehr hervorrief. Der zweite Niederschlag wurde ebenfalls auf einem Filter gesammelt. Nachdem beide Präcipitate mit Wasser ausgewaschen und durch Schwefelwasserstoff zerlegt waren, wurden die Filtrate vom Schwefelquecksilber im Wasserbade bis auf ein kleines Volum eingedunstet und stehen gelassen. In der Flüssigkeit vom ersten Niederschlage, die dunkel gefärbt war, wurden keine Ausscheidungen bemerkt. Der Inhalt der Schale verwandelte sich nach langem Stehen in Syrup und vertrocknete darauf. An der Oberfläche der Flüssigkeit vom zweiten Niederschlage erschienen bald nach dem Eindunsten krystallinische Ausscheidungen, welche nach Tyrosin aussahen. Nach einiger Zeit wurden diese Ausscheidungen von der Mutterlauge getrennt, mit Wasser und Weingeist ausgewaschen und im Exsiccator ausgetrocknet. Auf diesem Wege wurde ein kleines Quantum einer Substanz ermittelt, die alle Eigenschaften des Tyrosins besass. In Wasser war sie selbst bei Erwärmung fast unlöslich, ging aber nach Zusatz von Ammoniak leicht in Lösung und gab die für Tyrosin charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's.

Die Vermuthung, dass neben Tyrosin in der zu untersuchenden Kulturflüssigkeit auch Leucin zugegen sein könnte, bewog mich, das durch Schwefelwasserstoff vom Quecksilber befreite Filtrat von der zweiten Fällung mit Mercurinitrat auf die Anwesenheit von Leucin zu prüfen. Dazu bediente ich mich der Methode, welche von v. Gorup-Besanez zur Ausscheidung des Leucins aus gekeimten Wickensamen angewendet wurde: Fällung mit Bleiessig in Gegenwart von Ammoniak. Allein dieser Versuch führte zu keinem positiven Resultate.

Penicillium glaucum.

Versuch 4. Angestellt wurden 3 Kulturen. Für jede Kultur wurden 250 ccm Nährlösung genommen, welche 4% Pepton, 0,2% Zucker und 0,2% Salze enthielt. Dauer der Kulturen 7 Wochen. Gewicht der frischen Pilzdecken = 8 g. Die Kulturflüssigkeit reagirte alkalisch und enthielt eine kleine Menge Oxalsäure. Von der vom Pilzmycel abfiltrirten und auf ein bestimmtes Volumen verdünnten Flüssigkeit wurde ein abgemessener Theil für die quantitative Analyse aufgehoben, das Uebrige wurde zur qualitativen Untersuchung verwendet. Die quantitative Analyse ergab Folgendes:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
N der durch Tannin nicht fällbaren Producte	397,52	68,0
Ammoniak-N	100,87	17,4
N der durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3	296,65	50,6

Vergleicht man die bei der Analyse der Kulturflüssigkeiten von *Aspergillus* ermittelten Zahlen mit den soeben angeführten, so findet man einen scharfen Unterschied in dem Verhältniss der Umwandlungsproducte zu einander. Während beim *Aspergillus* das Ammoniak die Hauptmasse derselben darstellte, bildet bei *Penicillium* der Stickstoff des letzteren nur einen kleinen Theil der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen. Bei der qualitativen Untersuchung, deren Beschreibung ich hier folgen lasse, war die Anwesenheit einer bedeutenden Menge von Amidosäuren unter diesen Substanzen mit Leichtigkeit nachzuweisen.

Bei der qualitativen Analyse wurde die Flüssigkeit folgendermassen behandelt. Nach Neutralisation der Flüssigkeit mit Essigsäure folgte eine Fällung mit Tannin; das Tannin wurde durch

Bleizucker, das Blei durch Schwefelwasserstoff entfernt, und das Filtrat vom Schwefelblei im Wasserbade eingedunstet. Schon während des Eindampfens bemerkte man an der Oberfläche der Flüssigkeit krystallinische Ausscheidungen, welche durch ihre äussere Form an Tyrosin erinnerten. Nach dem Erscheinen dieser Ausscheidungen wurde das Eindunsten unterbrochen und die Flüssigkeit stehen gelassen. Nach einiger Zeit wurden die ausgeschiedenen Krystalle auf einem Zeugfilter von der Mutterlauge getrennt, mit etwas Wasser und Weingeist ausgewaschen, im Exsiccator getrocknet und gewogen. Das Gewicht des auf solchem Wege erhaltenen Präparates betrug 0,59 g. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass es fast ausschliesslich aus den für Tyrosin charakteristischen, nadelförmigen Krystallen bestand. Das ganze Präparat wurde in heissem Wasser mit Zusatz von Ammoniak aufgelöst. Beim Stehen dieser Lösung über Schwefelsäure bildeten sich glänzende, seidenartige Krystalle, in denen man schon nach ihrem Aeusseren leicht Tyrosin erkennen konnte. Diese Krystalle gaben die für Tyrosin charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's, und bei der Stickstoffbestimmung wurde ein dem Stickstoffgehalte des Tyrosins entsprechender Werth erhalten.

In 0,2015 g des gewonnenen Körpers waren 0,01554 N gefunden.

N-Gehalt

im Tyrosin 7,73 %, in der fraglichen Substanz 7,71 %.

Die von der ersten Fraction der Ausscheidungen abfiltrirte Mutterlauge wurde einem weiteren Verdunsten ausgesetzt. Beim Verdicken der Flüssigkeit erschienen an der Oberfläche blättchenartige Anflüge, denen ähnlich, welche Leucin bei seiner Abscheidung aus Lösungen bildet. Während des darauf folgenden Stehens füllte sich die ganze Flüssigkeit mit ähnlichen Ausscheidungen an, wobei sie ein breiiges Aussehen bekam. Dieser Brei wurde auf ein Zeugfilter gebracht, die Mutterlauge wurde abgezogen und der Rückstand mit Weingeist ausgewaschen, getrocknet und gewogen. Das Gewicht der abgeschiedenen Substanz betrug ungefähr 6,5 g.

Die ausgetrocknete Masse wurde in einer Reibschale zerrieben, in einen Kolben gebracht und mit heissem Weingeist unter Zusatz von Ammoniak behandelt. Ein Theil der in den Kolben gebrachten Substanz ging dabei in Lösung, ein anderer Theil blieb aber auf dem Boden des Kolbens in Form eines dicken, dunkelgefärbten

Syrups sitzen. Die alkoholische Lösung wurde von diesem Syrup abgegossen, filtrirt und in einen Exsiccator über Schwefelsäure gestellt. Die beim Stehen der Lösung sich ausscheidende Substanz wurde abfiltrirt und auf demselben Wege mehreren wiederholten Umkrystallisationen aus mit etwas Ammoniak versetztem Weingeist unterworfen. Als Endproduct wurde eine weisse Substanz in Form von blättchenartigen Krystallen, die den Krystallen des Leucins ähnlich waren, erhalten. Der gewonnene Körper war in reinem Weingeist unlöslich, ging aber nach Zusatz von Ammoniak leicht in Lösung; beim Erhitzen im Röhrchen verflüchtigte er sich ohne Rückstand, einen für Leucin charakteristischen Anflug auf den Wandungen bildend und einen Geruch nach Amylamin verbreitend. Au seiner heissen wässerigen Lösung dieser Substanz schied sich nach Zusatz von Kupferacetat eine krystallinische schwer lösliche Kupferverbindung ab, deren Kupfergehalt, wie die unten angeführten Zahlen zeigen, dem im Leucinkupfer entsprach.

In 0,3963 g der Substanz wurden 0,0955 g CuO gefunden.

Cu-Gehalt

in $(C_6H_{12}NO_2)_2Cu$ 19,55%, in der fragl. Subst. 19,24%.

Auf solche Weise sind unter den Umwandlungsproducten des Peptons bei der Entwickelung von *Penicillium* auf demselben bedeutende Mengen von Tyrosin und Leucin entdeckt worden. Nach der Abscheidung der letzteren blieb eine dickflüssige Mutterlauge zurück, mit der keine weitere Untersuchung mehr vorgenommen wurde, weil ich zu einem eingehenderen Studium der durch Schimmelpilze in Proteïnstoffen erzeugten Umwandlungsproducte noch neue Versuche mit grösseren Mengen Ausgangsmaterial anzustellen gedenke. Hier will ich nur bemerken, dass, nachdem das Ammoniak durch Erhitzen mit Magnesia im Wasserbade aus der genannten Mutterlauge entfernt war, dieselbe einen bedeutenden Niederschlag mit Phosphorwolframsäure gab, woraus man auf die Anwesenheit von Basen in derselben schliessen konnte.

Mucor racemosus.

Versuch 5. Angestellt wurden 2 Kulturen, jede mit 250 ccm Flüssigkeit, die 4% Pepton, 0,2% Zucker und 0,2% Salze enthielt. Dauer der Kulturen 30 Tage. Gewicht der frischen Decken 6,5 g. Die Kulturflüssigkeit reagirte alkalisch und enthielt Spu

Oxalsäure. Ein abgemessener Theil der vom Mycel abfiltrirten Flüssigkeit wurde zur quantitativen Analyse verwendet, die folgende Resultate ergab:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
Gesammt-N	564,18	96,4
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	450,05	76,9
Ammoniak-N	82,77	14,1
N im Phosphorwolframsäure-Niederschlag (nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker)	232,78	39,8
N der durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3	367,28	62,8

Aus den angeführten Zahlen ist ersichtlich, dass in der analysirten Flüssigkeit $^3/_4$ des in der Kulturflüssigkeit enthaltenen Stickstoffs den durch Tannin nicht fällbaren Substanzen angehören. Unter den letzteren war Ammoniak in noch geringerer Menge als in den *Penicillium*-Kulturen vorhanden[1]). Ungefähr $^1/_3$ (das NH_3 nicht mitgerechnet) des Stickstoffs der durch Tannin nicht fällbaren Umwandlungsproducte des Peptons kommt auf die durch Phosphorwolframsäure fällbaren Substanzen.

Die nach der quantitativen Analyse übriggebliebene Flüssigkeit wurde zur qualitativen Untersuchung verwendet, deren Gang derselbe war, wie beim Versuche mit *Penicillium*. Die Flüssigkeit wurde durch Essigsäure neutralisirt und mit Tannin behandelt; nachdem das letztere durch Bleizucker und das Blei durch Schwefelwasserstoff entfernt war, wurde das Filtrat vom Schwefelblei im Wasserbade eingedunstet. Wie beim *Penicillium* erschienen auch hier während des Abdampfens an der Oberfläche der Flüssigkeit krystallinische, tyrosinähnliche Ausscheidungen. Nach einigem Stehenlassen wurden die abgeschiedenen Krystalle von der Mutterlauge getrennt, ausgewaschen, getrocknet und gewogen. Ihr Gewicht

1) Wie aus den in der Tabelle angeführten Ergebnissen der Analyse ersichtlich, kann der geringe Ammoniakgehalt in der gegebenen Kulturflüssigkeit nicht durch Verlust desselben in Folge Verflüchtigung in die Luft erklärt werden, die man angesichts der alkalischen Reaktion der Flüssigkeit zulassen könnte. Der für den Gesammtstickstoff gefundene Werth zeigt, dass ein solcher Verlust, falls er wirklich stattgefunden hat, äusserst unbedeutend gewesen sein muss. Das hier Gesagte bezieht sich auch auf die anderen Kulturen von *Penicillium* und *Mucor* auf Pepton.

betrug 0,49 g. Dieses Präparat wurde aus Ammoniakflüssigkeit umkrystallisirt. Die gewonnene Substanz, welche das Aussehen von Tyrosin hatte, gab die für dasselbe charakteristischen Reaktionen Hoffmann's und Piria's und enthielt, wie aus den unten angeführten Zahlen zu sehen ist, Stickstoff in einer Menge, welche dem Stickstoffgehalte des Tyrosin entsprach.

In 0,2095 g der Substanz wurde 0,01641 g N gefunden.

N-Gehalt
im Tyrosin 7,73 %, in der fraglichen Substanz 7,83 %.

Die Mutterlauge vom Tyrosin wurde weiterem Eindunsten unterworfen, bis sich an der Oberfläche leucinähnliche, blättchenartige Anflüge zeigten. Nachdem die Flüssigkeit einige Tage gestanden hatte, wurde sie sammt den leucinähnlichen Krystallen, welche sich im Ueberflusse ausgeschieden hatten, auf ein Zeugfilter übertragen. Die nach dem Absaugen der Mutterlauge zurückgebliebene Substanz wurde mit Weingeist ausgewaschen und getrocknet. In der noch weiter eingedunsteten Mutterlauge bildete sich beim Stehen noch eine kleinere Menge den ersteren ähnliche Ausscheidungen, welche auf dieselbe Weise behandelt und dann den früher erhaltenen zugefügt wurden.

Das Gewicht der auf dem beschriebenen Wege erhaltenen Substanz betrug ca. 6,2 g. Sie wurde mit heissem Weingeist in Gegenwart von Ammoniak behandelt. Die alkoholische Lösung wurde darauf von. der am Boden des Kolbens sitzenden, ungelösten, dunklen, syrupartigen Masse abgegossen, filtrirt und über Schwefelsäure gestellt. Die beim Stehen aus dieser Lösung sich ausscheidende Substanz wurde noch einigemal aus mit Ammoniak versetztem Weingeist umkrystallisirt. Das auf diese Weise erhaltene Präparat bestand aus weissen glänzenden Krystallblättchen, welche das Aussehen und die Reactionen des Leucin besassen. Beim Erbitzen im Röhrchen verflüchtigten sie sich ohne Rückstand, auf den Wandungen einen charakteristischen Anflug bildend und einen Geruch nach Amylamin entwickelnd. Wenn man zu einer heissen, wässerigen Lösung der Substanz Kupferacetat zusetzte, so bildete sich ein schwer löslicher, krystallinischer Niederschlag, dessen Kupfergehalt dem des Leucinkupfers entsprach.

0,3470 g Substanz gaben 0,0836 g CuO.

Cu-Gehalt
in $(C_6H_{12}NO_2)_2Cu$ 19,55 %, in der fraglichen Substanz 19,23 %.

Mucor stolonifer.

Versuch 6. Angestellt wurden 2 Kulturen, jede mit 250 ccm Flüssigkeit, welche 3% Pepton, 0,2% Zucker und 0,2% Salze enthielt. Dauer der Kulturen 3 Wochen. Gewicht der frischen Pilzdecken 11 g. Die Flüssigkeit reagirte alkalisch und enthielt Spuren von Oxalsäure. Bei diesem Versuche wurde die quanti- tative Analyse unterlassen, und die ganze vom Mycel abfiltrirt Lösung wurde zur qualitativen Untersuchung verwendet.

Um die Verwandlung des „Peptons“ bei der Entwickelung v *Mucor stolonifer* auf demselben zu charakterisiren, führe ich h das Resultat der quantitativen Analyse der Flüssigkeit ei anderen Kultur dieses Pilzes an, welche unter denselben Bec gungen und mit einer Nährlösung derselben Zusammensetzung, bei diesem Versuche, angestellt war. Die Dauer der Kultur bei dem Versuche, dem ich die nachstehenden Zahlen entne (Versuch 42, Kult. A), 13 Tage. Für die Kultur waren 100 Nährlösung genommen worden. Die Analyse ergab Folgendes

	in mg auf 100 ccm der Kulturlösung	in Pep
Gesammt-N	415,33	9
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	226,81	
Ammoniak-N	47,75	
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3	179,06	

Wie schon bei den vorhergehenden Versuchen mit Pe und *Mucor racemosus*, sehen wir ebenso auch hier die einer relativ geringen Menge von Ammoniak, während and Tannin nicht fällbare Producte in bedeutenden Quantität cirt werden.

Was die qualitative Untersuchung der beiden Ku Versuchs 6 betrifft, so wurde sie ebenso wie bei den vorh Versuchen ausgeführt.

Die erste Fraction der sich beim Eindampfen der abscheidenden Amidosäuren, welche fast ausschliesslich bestand, hatte ein Gewicht von 0,43 g. Die Anw

1) 3 g „Pepton“ enthielten 439 mg Stickstoff.

Tyrosin in dieser Fraction wurde auf Grund der schon bei den vorigen Versuchen angeführten Reactionen festgestellt. Eine Stickstoffbestimmung in der durch wiederholte Umkrystallisation aus Ammoniakflüssigkeit gereinigten Substanz führte zu folgendem Resultate:

In 0,1990 g der Substanz waren 0,01567 g N enthalten.

N-Gehalt

im Tyrosin 7,73 %, in der fraglichen Substanz 7,87 %.

Die zweite Fraction Amidosäuren, welche durch weiteres Eindampfen der Mutterlauge abgeschieden wurde, enthielt ca. 4,5 g Substanz. Durch wiederholte Umkrystallisation der letzteren aus mit Ammoniak versetztem Weingeist wurde ein Präparat erhalten, das alle oben angeführten Reactionen auf Leucin gab. Eine Kupferbestimmung in der krystallinischen Verbindung, welche sich nach Zusatz von Kupferacetat zur wässerigen Lösung des Präparates bildete, ergab einen dem Kupfergehalte im Leucinkupfer entsprechenden Werth.

0,2582 g Substanz gaben 0,0628 g CuO.

Cu-Gehalt

in $(C_6H_{12}NO_2)_2Cu$ 19,55 %, in der fraglichen Verbindung 19,41 %.

Mucor Mucedo.

Versuch 7. Es wurden 2 Kulturen mit je 250 ccm Flüssigkeit, die 3 % Pepton, 0,2 % Salze und 3 % Zucker[1]) enthielt, angestellt. Dauer der Kulturen 2 Monate. Die Kulturflüssigkeit reagirte

1) Obgleich in diesem Falle die Kulturflüssigkeit 3 % Rohrzucker enthielt, führe ich doch diesen Versuch in der Reihe der Versuche mit Kulturen auf Pepton in Abwesenheit von Zucker an, da *Mucor Mucedo* die Fähigkeit, Rohrzucker zu invertiren und, wie der Versuch zeigte, zu consumiren, nicht besitzt, weshalb die Anwesenheit von Zucker auf seine Entwickelung keinen Einfluss ausübt. Dass *Mucor Mucedo*, wie auch noch einige andere Arten von *Mucor*, im Gegensatz zu *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*, die Fähigkeit, Rohrzucker zu invertiren und auch zu vergähren, nicht besitzt, ist schon i. J. 1878 von Gayon festgestellt worden (U. Gayon, Sur l'inversion et sur la fermentation alcoolique de sucre de canne par les moisissures. Compt. rend. T. 86, 1878, p. 52; und desselben Verfassers: De la fermentation alcoolique avec le *Mucor circinelloides*. Ann. de chimie et de physique, V. ser., t. XIV, 1878, p. 258). Dass in meinem hier zu beschreibenden Versuche *Mucor Mucedo* in der That Rohrzucker nicht invertirt und nicht consumirt hatte, wird durch die Untersuchungsresultate der Kulturflüssigkeiten bewiesen. Diese Flüssigkeit enthielt keinen invertirten Zucker, der die Fehling'sche Lösung unmittelbar reducirt hätte, dagegen war in ihr, trotz der 2 Monate langen Dauer der Kultur, noch Rohrzucker vorhanden, und nach Erhitzung

alkalisch und enthielt Spuren von Oxalsäure. Die quantitative Analyse führte zu folgenden Resultaten:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
Gesammt-N	408,86	93,1
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	331,27	75,5
Ammoniak-N	43,57	9,9
N im Phosphorwolframsäure-Niederschlag (nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker)	156,98	35,8
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3 . . .	287,70	65,6

Der Ammoniak-Stickstoff machte ungefähr $^1/_8$ des Stickstoffgehaltes der durch Tannin nicht fällbaren Producte aus. $^1/_3$ des letzteren fiel auf die durch Phosphorwolframsäure fällbaren Substanzen (mit Ausnahme des NH_3).

Bei der qualitativen Untersuchung wurde die von der quantitativen Analyse übriggebliebene Flüssigkeit derselben primären Behandlung unterworfen, wie in den vorhergehenden Versuchen. Die Ausscheidung der Amidosäuren aus der Flüssigkeit wurde hier durch das Vorhandensein von Zucker erschwert. Aus der durch Eindampfen verdickten Flüssigkeit krystallisirte beim Stehenlassen, neben den ersteren, zum Theil auch der letztere. Nach der Trennung von der Mutterlauge wurde die ganze ausgeschiedene Masse in einer Reibschale mit Alkohol zerrieben und mit demselben zusammen in einen Kolben gebracht. Darauf wurde die Masse in dem Kolben mit etwas Ammoniak versetzt und im



fast unlöslich war, ging leicht in Lösung über, wenn man es mit Ammoniak versetzte. Beim Stehen über Schwefelsäure schied sie sich aus der Lösung von neuem in Gestalt von nadelförmigen, an Tyrosin erinnernden, Krystallen ab, denen die für das letztere charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's eigen waren.

Aus der vom unlöslichen Rückstande abfiltrirten und über Schwefelsäure gestellten alkoholischen Lösung sonderte sich eine weisse Substanz ab, welche einer wiederholten Umkrystallisation aus ammoniakhaltigem Weingeist unterworfen wurde. So wurde ein Product erhalten, das das Aussehen und die charakteristischen Reactionen des Leucin besass (Sublimation und Amylamingeruch beim Erhitzen; Bildung einer schwer löslichen, krystallinischen Kupferverbindung nach Zusatz von Kupferacetat zur heissen Lösung der Substanz).

Umwandlungen des Fibrins in Schimmelpilzkulturen.

Neben der oben beschriebenen Kulturreihe wurden noch einige Kulturen angestellt, in denen das Pepton durch Fibrin ersetzt wurde, um das Verhalten der Schimmelpilze zu den unlöslichen Eiweissstoffen zu verfolgen. Es ist die Beobachtung gemacht worden, dass, wenn man Schimmelpilze auf Milch kultivirt, sie das Caseïn anfänglich coaguliren und die geronnene Substanz darauf wieder auflösen [1]). Man konnte annehmen, dass auch das Fibrin in derartigen Kulturen eine ähnliche Auflösung erleiden würde. Das Auflösen des in den Pilzkulturen auf Milch anfänglich geronnenen Caseïns wird durch die Wirkung eines von den Pilzen ausgeschiedenen Ferments bedingt, dem Duclaux den Namen Casease giebt [2]). Bei einigen Autoren finden wir Angaben über das Vorkommen eines proteolytischen Enzyms im Mycel der Schimmelpilze, welches auch die Fähigkeit besitze, Fibrin aufzulösen [3]).

1) Eine Beschreibung dieser Erscheinung bei *Aspergillus glaucus* und *Penicillium glaucum* siehe E. Duclaux, Traité de Microbiologie, T. II, 1899, chap. V. Ueber die Auflösung von Caseïn in den Kulturen von *Aspergillus niger* siehe G. Malfitano, La proteolyse chez l'Aspergillus niger. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. XIV, 1900, p. 60.

2) E. Duclaux, l. c.

3) S. Bourquelot, Les ferments solubles de l'Apsergillus niger. Bull. de la Soc. Mycol. de France, T. IX, 1893, p. 230; auch Malfitano, Sur la protéase de l'Aspergillus niger. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. XIV, 1900, p. 420.

Versuch 8. Angestellt wurden 3 Kulturen: mit *Aspergillus niger*, mit *Penicillium glaucum* und mit *Mucor racemosus*. Für jede Kultur wurden 100 ccm Nährlösung genommen, die 1 % Zucker, 0,2 % Pepton[1]) und 0,2 % Salze enthielt. Ausserdem wurde noch zu jeder Flüssigkeit vor der Sterilisation etwas frisches, gut ausgewaschenes Fibrin (Grübler's Präparat) hinzugesetzt. Dauer der Kulturen 3 Wochen. Während dieser Zeit hatte sich in allen Kulturen der grösste Theil des hinzugesetzten Fibrins aufgelöst. Am energischsten ging die Auflösung in der Kultur von *Mucor* vor sich, etwas langsamer bei *Penicillium* und noch langsamer bei *Aspergillus*. Nach Verlauf der angegebenen Zeit wurden die Kulturflüssigkeiten von den Pilzmycelen und von dem unaufgelösten Fibrin abfiltrirt. Alle drei Kulturflüssigkeiten reagirten alkalisch und schieden beim Erwärmen Ammoniak aus. Oxalsäure wurde nur in der Kultur von *Aspergillus*, und zwar in grosser Quantität, gefunden. Bei diesem Versuche wurden die Kulturflüssigkeiten nur einer qualitativen Untersuchung unterworfen. Erst wurden sie mit Essigsäure angesäuert und dann bis auf den Siedepunkt erhitzt; die hierbei sich bildenden unbedeutenden, flockigen Niederschläge wurden abfiltrirt, und die Filtrate im Wasserbade verdampft.

Die Kulturflüssigkeit von *Aspergillus niger*. Aus der durch Eindampfen concentrirten Flüssigkeit schieden sich in grosser Menge Krystalle oxalsauren Ammons aus. Um die Flüssigkeit von Oxalsäure zu befreien, wurde sie von neuem mit Wasser verdünnt und mit Bleizucker versetzt, bis ein weiterer Zusatz desselben keinen Niederschlag mehr hervorrief. Nachdem der Niederschlag aus der Flüssigkeit entfernt war, wurde sie durch Schwefelwasserstoff vom Blei befreit, und das Filtrat vom Schwefelblei wurde

weissen Substanz aus, die bei einer mikroskopischen Untersuchung sich als aus Tyrosin und Leucin ähnlichen Krystallen bestehend erwies. Beim Erhitzen im Röhrchen zeigte diese Substanz das Verhalten des Leucin (Sublimation und Amylamingeruch), und beim Erwärmen mit dem Millon'schen Reagens gab sie eine auf die Anwesenheit von Tyrosin deutende Rothfärbung.

Somit ist in der Kultur von *Aspergillus*, neben einer grossen Menge oxalsauren Ammons, auch die Anwesenheit kleiner Quantitäten von Tyrosin und Leucin entdeckt worden.

Die Kulturflüssigkeit von *Penicillium glaucum*. Beim Stehen der durch Eindampfen concentrirten Flüssigkeit schied sich an der Oberfläche eine beträchtliche Kruste aus, die dem unreinen Leucin ähnlich war. Die Flüssigkeit wurde sammt den Ausscheidungen auf ein Zeugfilter gebracht und die Mutterlauge abgesogen; die auf dem Filter zurückgebliebene Substanz wurde mit Weingeist ausgewaschen und im Exsiccator ausgetrocknet. Die Mutterlauge wurde mit einem grossen Quantum Alkohol behandelt. Nach einigem Stehen wurde die Flüssigkeit von dem entstandenen Bodensatze abgegossen und im Wasserbade bis auf ein kleines Volumen eingedunstet. Diese Flüssigkeit lieferte noch ein kleines Quantum Substanz, welche denselben Charakter trug, wie die früher erhaltene. Auf einer Thonplatte wurde sie von der Mutterlauge getrennt und der ersten Portion zugefügt. Darauf wurde das so erbeutete Product mit ammoniakhaltigem Weingeiste behandelt, wobei der grösste Theil der Substanz in Lösung ging. Die Flüssigkeit wurde abfiltrirt und über Schwefelsäure gestellt.

Der ungelöste Rückstand löste sich nicht in Wasser, ging aber leicht in Lösung, wenn man Ammoniak zu dem Wasser setzte. Beim Stehen über Schwefelsäure schied sich aus dieser Lösung eine krystallinische, Tyrosin-ähnliche Substanz aus, welche die für Tyrosin charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's gab.

Die über Schwefelsäure gestellte alkoholische Lösung schied eine weisse Substanz aus, welche noch einigemal aus ammoniakhaltigem Weingeist umkrystallisirt wurde. So wurde ein aus weissen, glänzenden Blättchen bestehendes Präparat erhalten, welches Leucin glich und auch die charakteristischen Eigenschaften desselben besass. Beim Erhitzen im Röhrchen gab die erbeutete Substanz ein Sublimat unter gleichzeitigem Auftreten eines Amylamingeruches. Aus einer heissen wässerigen Lösung schied sich beim Zusatz von

Kupferacetat eine für Leucin charakteristische, schwer lösliche, krystallinische Kupferverbindung ab.

Die Kulturflüssigkeit von *Mucor racemosus* wurde auf die gleiche Weise behandelt, wie die Flüssigkeit von *Penicillium*. Aus derselben wurden ebenfalls Tyrosin und Leucin erhalten, und zwar in einem etwas grösseren Quantum, als aus der vorhergehenden.

Man sieht aus den dargelegten Angaben, dass die Umwandlung des Fibrins in Pilzkulturen von der Bildung derselben Producte begleitet wird, welche auch bei der Umwandlung von Pepton erzeugt werden. Unter diesen Producten sind Ammoniak, Tyrosin und Leucin nachgewiesen worden. Das quantitative Verhältniss des ersteren zu den Amidosäuren hat dabei hier denselben Charakter bei den einzelnen Pilzarten behalten, wie bei den Kulturen auf Pepton: in den Kulturen von *Aspergillus* prävalirt Ammoniak, während der Tyrosin- und Leucingehalt unbedeutend ist; in den Kulturen von *Penicillium* und *Mucor* entdecken wir dagegen die letzteren in relativ grösseren Quantitäten.

Wie aus den Ergebnissen der oben beschriebenen Versuche ersichtlich, wird die Umwandlung des „Peptons“ bei der Entwickelung von Schimmelpilzen auf demselben in allen Fällen von der Bildung auch noch anderer, durch Tannin nicht fällbarer Producte, ausser Ammoniak, begleitet. Was das quantitative Verhältniss der ersteren zu dem letzteren betrifft, so finden wir hier einen grossen Unterschied zwischen den verschiedenen Arten der untersuchten Pilze. Während in den Kulturen von *Aspergillus* der Ammoniakstickstoff die Hauptmasse des gesammten Stickstoffs

die einzelnen Arten der untersuchten Pilze hier dieselben Eigenthümlichkeiten, wie bei den Kulturen auf „Pepton“.

Nachdem nun die Thatsache der Bildung von Amidosäuren festgestellt war, so entstand natürlicher Weise die Frage, ob nicht ein dem thierischen Trypsin analog einwirkendes, proteolytisches Enzym an diesem Processe betheiligt sei. Ueber das Vorkommen von Eiweissstoffe verflüssigenden Enzymen in einigen Schimmelpilzarten finden wir Angaben in einer Reihe von Arbeiten. Aber einerseits finden sich in diesen Arbeiten keine Angaben über die Fähigkeit dieser Enzyme, Eiweissstoffe bis auf die Amidosäuren zu spalten[1]), andererseits wurden die Pilzkulturen in den Versuchen der Verfasser unter anderen Bedingungen gezogen, als es bei den meinigen der Fall war. Der letztgenannte Umstand muss in Betracht gezogen werden, weil Beobachtungen vorliegen, die darauf hinweisen, dass die Bildung und Ausscheidung von Enzymen in innigem Zusammenhange mit der Beschaffenheit des Mediums steht, in dem sich ein Organismus entwickelt[2]). Eine

---

1) Das Vorkommen von Enzymen, welche, gleich Trypsin, die Eiweissstoffe bis auf die Amidosäuren spalten, ist in der Klasse der Pilze mit Bestimmtheit nur bei der Hefe durch die Versuche Hahn's und Geret's (M. Hahn, Das proteolyt. Enzym des Hefepresssaft. Ber. d. Deutsch. chem. Gesellsch. XXXI, 1898, p. 200; L. Geret und M. Hahn, Weitere Mittheil. über d. im Hefepresssaft enthalt. proteolyt. Enzym. Ibid. p. 2335; dieselb. Autoren: Ueber das Hefe-Endotrypsin. Zeitschr. f. Biologie, No. 7, Bd. XXII, 1900, p. 117) und bei den höheren Pilzen durch die Untersuchungen Hjort's (Hjort, Neue eiweissverdauende Enzyme. Kurze Mittheil. Centralbl. f. Physiologie, X, 1896, p. 192) nachgewiesen. Die beiden erstgenannten Autoren entdeckten bei der Selbstverdauung des Hefepresssaftes die Bildung von Tyrosin und Leucin auf Kosten der in dem Safte enthaltenen Eiweissstoffe. Dieselben Substanzen wurden von Hjort in den durch Einwirken eines Extractes aus einigen höheren Pilzen (*Agaricus ostreatus* u. a.) auf Fibrin erzeugten Producten gefunden. In einer Arbeit von Bourquelot und Herrissey (Em. Bourquelot et H. Herrissey, Recherche et présence d'un ferment soluble protéohydrolytique dans les champignons. Compt. rend. t. 127, 1898, p. 166) finden sich auch Hinweise auf die Erzeugung von Tyrosin durch die Einwirkung eines Extractes aus *Amanita muscaria* und *Clitocybe nebularis* auf das Caseïn der Milch. Allein diese Autoren haben das Tyrosin als solches nicht ausgeschieden, sondern bedienten sich zu dessen Entdeckung einer Reaction, welche das Extract aus *Russula delica*, das ein oxydirendes Ferment enthält, mit Tyrosin giebt (Schwarzwerden der Lösung), eine Methode, die kaum als genügend beweiskräftig bezeichnet werden kann. — In Betreff der Schimmelpilze sind in der Literatur keine directen Angaben über die Fähigkeit der in denselben enthaltenen proteolytischen Enzyme, Eiweissstoffe bis auf die Amidosäuren zu zerspalten, enthalten.

2) S. J. Katz. Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 599; auch W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Bd., II. Aufl., 1897, p. 505 u. 506, und E. Duclaux, Traité de Micr[illegible] T. II, 1899, p. 84 ff.

wesentliche Eigenthümlichkeit meiner Kulturen war die, dass mir bei denselben anstatt der gewöhnlich zum Kultiviren von Schimmelpilzen verwendeten Ammonsalze (Raulin's Nährlösung) „Pepton" als Stickstoffquelle für die sich entwickelnden Pilze diente, und zwar in ziemlich concentrirten Lösungen. Diese Eigenthümlichkeit verdiente im gegebenen Falle besondere Berücksichtigung, da die Meinung existirt, dass Pepton hindernd auf die Bildung und Ausscheidung von proteolytischen Enzymen durch lebendige Zellen einwirke[1]).

Untersuchung über die Fähigkeit der Schimmelpilze, bei ihrer Entwickelung auf Pepton proteolytische Enzyme zu produciren und in die Kulturflüssigkeit abzuscheiden, und über die Wirkung dieser Enzyme auf das „Pepton".

Zu allererst wurden die bei den oben beschriebenen Versuchen erhaltenen Pilzmycele auf die Anwesenheit eines Gelatine verflüssigenden Enzyms geprüft[2]).

Versuch 9. Für diese Prüfung wurden die Decken von *Aspergillus niger* (Vers. 2), *Penicillium glaucum* (Vers. 4) und *Mucor racemosus* (Vers. 5) verwendet. Das Mycel jedes Pilzes wurde im Mörser mit etwas Wasser zerrieben; von der erhaltenen Masse wurden zwei ungefähr gleiche Proben genommen und, nach kurzem Erhitzen von einer derselben im kochenden Wasserbade, zu beiden gleiche Volumina einer 8proc., thymolhaltigen Gelatinelösung und ein wenig Chloroform zugesetzt. Alle Proben (je 2 von jeder Pilzart) wurden in einem Thermostaten 2 Tage lang auf 35° erwärmt und darauf wieder in die gewöhnliche Temperatur gebracht. Beim Erkalten erstarrte die Gelatine nur in den Proben, in welchen das Pilzmycel erhitzt worden war, in den übrigen blieb sie flüssig. In allen den untersuchten Pilzen ist somit die An-

1) S. W. Pfeffer, ibid., p. 362.

2) Ueber das Gelatine verflüssigende Enzym der Schimmelpilze vergl. A. Hansen, Die Verflüssigung der Gelatine durch Schimmelpilze, Flora 1889, p. 88, u. Em. Bourquelot, Les ferments solubles de l'Aspergillus niger, Bull. de la Soc. mycol. de France, T. IX, 1893, p. 230; auch G. Malfitano. l. c. Ueber die Beziehung der Fähigkeit der Enzyme, Gelatine zu verflüssigen, zu ihrer verdauenden Einwirkung auf Eiweissstoffe vergl. E. Duclaux, Traité de Microbiologie, T. II, 1899, p. 616, 621, und C. Eijkmann, Ueber Enzyme bei Bakterien und Schimmelpilzen. Centralbl. f. Bakt. und Parasitenkd., Abth. I, Bd. XXIX, 1901, p. 81/82.

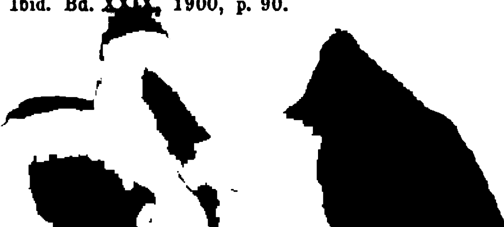
wesenheit von Enzymen, welche die Fähigkeit, Gelatine zu verflüssigen, besitzen, nachgewiesen worden.

Auf dieselbe Weise, wie in dem eben dargelegten Versuche mit Gelatine, wurde auch die Wirkung der Mycele von *Aspergillus niger* und *Mucor stolonifer* auf das für die Kulturen verwendete „Pepton"-Präparat geprüft.

Bei diesen Versuchen war die Frage über die Fähigkeit der proteolytischen Enzyme der Schimmelpilze, Eiweissstoffe bis auf die Amidosäuren zu spalten, ins Auge gefasst worden. In den Angaben, welche in der Literatur hierüber vorliegen, finden wir keine directe Antwort auf diese Frage; es sind jedoch Beobachtungen gemacht worden, dass einige von den Schimmelpilzen ein Enzym enthalten, welches Eiweissstoffe über das echte Pepton hinaus spalten. Ueber solche Beobachtungen bei *Aspergillus niger* macht Malfitano in seiner unlängst veröffentlichten Arbeit Mittheilungen[1]). Derselbe hat Kulturen von *Aspergillus niger* auf Raulin's Nährlösung gezogen und aus dem Mycel dieses Pilzes, durch Fällung mit Weingeist aus einem wässrigen Extracte, ein Enzympräparat erhalten, dessen Wirkung auf Gelatine und auf die Eiweissstoffe des Blutserums von der Bildung von durch Phosphorwolframsäure nicht fällbaren Producten begleitet wurde; beim Einwirken desselben Präparates auf Caseïn verschwand später das anfangs sich bildende Pepton aus der Flüssigkeit, sodass sie die Fähigkeit, die Biuretreaction zu geben, verlor. Malfitano hat sich in seiner Arbeit auf die angeführten Beobachtungen beschränkt und hat diese durch Phosphorwolframsäure nicht fällbaren und die Biuretreaction nicht gebenden Producte einer eingehenderen Untersuchung nicht unterworfen. Die aus Malfitano's Abhandlung hier angeführten Angaben weisen nur darauf hin, dass in seinen Versuchen der Zerfall der Eiweissstoffe über die Bildung von echtem Pepton hinausgegangen ist, lassen aber nicht auf die Bildung von Amidosäuren schliessen, da ja bei der Verdauung von Eiweissstoffen, ausser den letzteren, auch andere, die Biuretreaction nicht gebende und durch Phosphorwolframsäure nicht fällbare Producte erzeugt werden können[2]), die

1) G. Malfitano, Sur la protease de l'Aspergillus niger. Deuxième mémoire. Ann. de l'Inst. Pasteur, t. XIV, 1900, p. 420.

2) Ueber die Bildung solcher Producte bei der Verdauung von Eiweissstoffen thierischen Ursprungs durch Pepsin s. F. Zunz, Ueber d. quantit. Verlauf d. peptischen Eiweissspaltung. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXVIII, 1899, p. 132, u. M. Pfaundler, Zur Kenntniss der Endproducte der Pepsinverdauung. Ibid. Bd. XXIX, 1900, p. 90.



nach Pfaundler[1]) eine Uebergangsstufe vom echten Pepton zu den Amidosäuren vorstellen.

Versuch 10. Das frische Mycel von *Aspergillus niger* (Vers. 3), im Gewichte von ca. 50 g, wurde im Mörser mit etwas Wasser zerrieben, die so erhaltene, sauer reagirende Masse in zwei gleiche Proben getheilt und in zwei Kolben hineingebracht. Nach kurzem Erhitzen eines der Kolben im Wasserbade wurde in jeden 3,5 g „Pepton" und Wasser, bis zu einem Volumen von 150 ccm, hinzugegeben. Nachdem der Inhalt jedes Kolbens noch mit etwas Chloroform versetzt worden war[2]), wurden sie verkorkt und in einen Thermostaten mit einer Temperatur von 30° gestellt. Nach 7 Tagen wurden die Flüssigkeiten aus beiden Kolben abfiltrirt und einer quantitativen und qualitativen Untersuchung unterworfen. Bei der ersteren wurde in beiden Flüssigkeiten der Stickstoff der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen und der Ammoniakstickstoff bestimmt. Dabei wurden folgende Zahlen für die ganzen in den Kolben enthaltenen Flüssigkeitsmengen erhalten:

	Kolben A Mycel gekocht	Kolben B Mycel nicht gekocht
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	220,01 mg	563,31 mg
Ammoniak-N	61,95 „	90,60 „

Also war der Stickstoffgehalt der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen in der nicht gekochten Probe bedeutend grösser, als in der gekochten. Der Ammoniakgehalt war auch in der ersten etwas grösser als in der zweiten.

Die nach diesen Bestimmungen übriggebliebenen Flüssigkeiten wurden zur qualitativen Analyse verwendet. Nachdem das Blei aus beiden Flüssigkeiten durch Schwefelwasserstoff entfernt worden war, wurden sie im Wasserbade eingedampft.

In der Flüssigkeit des Kolbens B, wo die Pilzmasse nicht erhitzt worden war, konnte man schon während des Eindampfens an der Oberfläche das Erscheinen von sternförmigen, Tyrosinähnlichen Ausscheidungen bemerken. Beim Stehen nahm die Menge der Ausscheidungen zu, wobei man unter denselben auch die für

1) l. c.

2) Bei diesem Versuche, ebenso auch bei anderen, wo die Wirkung von Enzymen geprüft wurde, wurde Chloroform in solchen Mengen zugesetzt, dass ein Theil desselben während des ganzen Versuchs ungelöst blieb.

Leucin charakteristischen Blättchen wahrnehmen konnte. Nach zweitägigem Stehen wurden die Ausscheidungen sammt der Mutterlauge auf ein Zeugfilter gebracht; die Flüssigkeit wurde abgesogen, die auf dem Filter zurückgebliebene Substanz mit Weingeist ausgewaschen und im Exsiccator ausgetrocknet. Das Gewicht dieser Fraction betrug 0,22 g.

Die von der ersten Fraction der Ausscheidungen abfiltrirte Mutterlauge wurde noch weiter eingedunstet und dann stehen gelassen. Nach einiger Zeit erschienen an der Oberfläche und in der Flüssigkeit selber in grosser Menge blättchenartige, dem Leucin ähnliche Ausscheidungen. Auf dieselbe Weise, wie die erste, wurde auch diese Fraction von der Mutterlauge getrennt, ausgetrocknet und gewogen. Ihr Gewicht war 0,36 g.

Beim Eindampfen der Mutterlauge von der zweiten Fraction gab sie noch eine kleinere Menge Leucin-ähnlicher Ausscheidungen, die aber von der dicken, syrupartigen Flüssigkeit sehr schwer zu trennen waren.

Die erste Fraction, in welcher die mikroskopische Untersuchung und die Reaction mit dem Millon'schen Reagens die Anwesenheit von Tyrosin vermuthen liess, wurde mit heissem Weingeist unter Zusatz von Ammoniak behandelt. Bei dieser Behandlung blieb ein grosser Theil der Substanz ungelöst. Die alkoholische Lösung wurde abfiltrirt und über Schwefelsäure stehen gelassen. Der ungelöste Rückstand war in reinem Wasser unlöslich, ging aber leicht in Lösung, wenn man Ammoniak hinzusetzte. Die aus dieser Lösung beim Stehen über Schwefelsäure sich abscheidende Substanz sah nach Tyrosin aus und gab die für dasselbe charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's. Die Stickstoffbestimmung ergab eine Zahl, welche dem Stickstoffgehalte des Tyrosins entsprach:

In 0,0565 g der Substanz wurden 0,004352 g N gefunden.

N-Gehalt

im Tyrosin 7,73 %, in der zu untersuchenden Substanz 7,70 %.

Aus der über Schwefelsäure gestellten Alkohollösung schied sich eine weisse, Leucin-ähnliche Substanz aus, welche mit der zweiten Fraction der Ausscheidungen vereinigt wurde. Darauf wurde die letztere mit heissem Weingeist unter Zusatz von Ammoniak behandelt und die Lösung über Schwefelsäure stehen ge

beim Stehen ausgeschiedene Substanz wurde noch n

ammoniakhaltigem Weingeist umkrystallisirt. Als Endproduct wurde ein aus weissen, glänzenden, den Krystallen des Leucin ähnlichen Blättchen bestehendes Präparat erhalten, welches beim Erhitzen im Röhrchen die für das letztere charakteristischen Eigenschaften (Sublimation und Amylamingeruch) zeigte.

Beim Zusatz von Kupferacetat zu einer heissen wässerigen Lösung des Präparates schied sich eine schwer in Wasser lösliche krystallinische Verbindung aus, deren Kupfergehalt der Leucin-Kupferverbindung nahezu entsprach.

0,086 g der Substanz gaben 0,0206 g CuO.

Cu-Gehalt

in $(C_6H_{12}NO_2)_2Cu$ 19,55%, in der zu untersuchenden Substanz 19,12%.

In der andern Flüssigkeit, aus dem Kolben A, in dem das Pilzmycel vor der Anstellung des Versuchs erhitzt worden war, vermochte ich nach dem Eindunsten, trotz eines langen Stehens, doch keine den Amidosäuren ähnlichen Ausscheidungen wahrzunehmen.

Aus den angeführten Angaben ist ersichtlich, dass das auf Pepton gezogene Mycel von *Aspergillus niger* ein Enzym enthielt, welches Eiweissstoffe bis zur Bildung von Amidosäuren zu zerspalten fähig war; von den letzteren gelang es mir, Tyrosin und Leucin nachzuweisen.

Versuch 11. Zu diesem Versuche wurde das Mycel von *Mucor stolonifer* genommen. Der Versuch wurde ganz auf dieselbe Weise, wie der vorhergehende mit *Aspergillus niger*, angestellt, nur gab es in diesem Falle keinen Controllversuch mit gekochtem Pilze.

Das frische Mycel im Gewichte von 11 g wurde mit etwas Wasser im Mörser zerrieben und in einen Kolben gebracht. Darauf wurden 5 g Pepton hineingethan, Wasser bis zu einem Volumen von 150 ccm hinzugegossen, und nach Zusatz von Chloroform wurde der Kolben in einen Thermostaten mit einer Temperatur von 30° gestellt. Die Reaction der Flüssigkeit war hier schwach alkalisch (von dem Mycel des *Mucor*, welches alkalisch reagirte).

Nach 10 Tagen wurde die Flüssigkeit abfiltrirt und einer qualitativen Untersuchung auf die Anwesenheit von Amidosäuren unterworfen. Nach der Fällung des unveränderten Peptons mit

Tannin und Entfernung des letzteren durch Bleizucker und des Bleies durch Schwefelwasserstoff wurde das Filtrat vom Schwefelblei durch Eindampfen im Wasserbade verdickt. Die theils schon beim Eindunsten, hauptsächlich aber beim darauf folgenden Stehen sich ausscheidenden, dem Tyrosin ähnlichen Krystalle wurden von der Mutterlauge getrennt, ausgewaschen und ausgetrocknet. Ihr Gewicht betrug 0,17 g. Soviel man nach dem Aussehen der Krystalle unter dem Mikroskope schliessen konnte, bestand dieses Präparat aus fast reinem Tyrosin. Es wurde noch aus einer wässerigen Ammoniaklösung umkrystallisirt. Die so erhaltene Substanz gab die Reactionen Hoffmann's und Piria's auf Tyrosin und enthielt Stickstoff in einer Menge, die dem Stickstoffgehalte im Tyrosin entsprach.

Aus 0,121 g wurde 0,009575 g N gewonnen.

N-Gehalt

im Tyrosin 7,73 %, in der zu untersuchenden Substanz 7,91 %.

Nach weiterem Eindunsten der vom Tyrosin abgeschiedenen Mutterlauge wurde aus derselben eine zweite Fraction von Amidosäuren, die 1,49 g wog, erhalten. Diese Fraction wurde mit heissem Weingeist unter Zusatz von Ammoniak behandelt, wobei der grösste Theil sich auflöste. Die beim Stehen über Schwefelsäure aus der Lösung ausgeschiedene Substanz wurde noch einigemal aus ammoniakhaltigem Weingeist umkrystallisirt. Auf solche Weise wurde ein Präparat aus glänzenden, dem Leucin ähnlichen Krystallblättchen gewonnen. Beim Erhitzen im Röhrchen verflüchtigte es sich ohne Rückstand, indem es ein weisses, wolliges Sublimat auf den Wänden bildete und Amylamingeruch entwickelte. Aus einer heissen wässerigen Lösung dieser Substanz setzte sich nach Zusatz von Kupferacetat die für Leucin charakteristische, in Wasser schwer lösbare, krystallinische Kupferverbindung ab.

Man sieht aus diesen Angaben, dass auch *Mucor stolonifer*, gleich dem *Aspergillus*, ein Enzym enthielt, welches die Eiweissstoffe bis zur Bildung von Amidosäuren spaltete, unter denen Tyrosin und Leucin gefunden wurden.

Also ist in den auf Peptonlösungen ziemlich starker Concentration gezogenen Pilzmycelen die Gegenwart proteolytischer Enzyme entdeckt worden, die eine energische Wirkung sowohl auf Gelatine, als auch auf „Pepton“ aufweisen.

Es wurde oben auf das Existiren der Meinung hingewiesen, dass Pepton die Bildung und Ausscheidung von proteolytischen Enzymen hemme. In einigen Erscheinungen, welche bei Kulturen von Mikroorganismen auf Gelatine beobachtet werden, scheint diese Meinung ihre Bestätigung, wenigstens in Betreff der Gelatine verflüssigenden Enzyme, zu finden. Die Erscheinung, um welche es sich hier handelt, besteht in der Abhängigkeit der Gelatineverflüssigung von der Anwesenheit von Pepton in der Nährlösung. Die Anwesenheit des letzteren wirkt hindernd auf den Verflüssigungsprocess ein. Bei den in dieser Richtung ausgeführten Versuchen constatirte ich diese Erscheinung auch bei den von mir untersuchten Schimmelpilzen.

Versuch 12. Angestellt wurden zwei Kulturreihen mit *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum* und *Mucor racemosus*. In der einen Reihe enthielt das Substrat 5 % Gelatine, 5 % Zucker und 0,5 % Fleischextract; in der zweiten die gleichen Mengen derselben Substanzen und ausserdem noch 4 % Pepton. Nach der Aussaat wurden alle Kulturen bei einer Temperatur von 18° stehen gelassen. In allen Kulturen, welche kein Pepton enthielten, konnte man schon am 3.—4. Tage eine bedeutende Verflüssigung der Gelatine wahrnehmen, während in der mit Pepton angestellten Kulturreihe die Verflüssigung erst am 10.—12. Tage begann, d. h. die Anwesenheit von Pepton verzögerte stark die Verflüssigung der Gelatine. In beiden Kulturreihen begann die Auflösung der Gelatine am frühesten und ging am energischsten vor sich in den Kulturen von *Mucor*, darauf folgten die von *Penicillium* und endlich die von *Aspergillus*. Nach ihrer Wirkungskraft auf Gelatine folgten also die Pilze in derselben Reihenfolge, wie nach der auf Fibrin (s. Versuch 8).

Diese Erscheinung der Abhängigkeit der Gelatineverflüssigung von der Anwesenheit von Pepton konnte zweifach erklärt werden: entweder wurde sie dadurch bedingt, dass das Pepton die Bildung oder mindestens die Ausscheidung des die Gelatine verflüssigenden Enzyms in das Substrat verzögerte, oder dadurch, dass das Pepton die Wirkung des sich ausscheidenden Enzyms auf die Gelatine hemmte. Die letztere Erklärung konnte zugelassen werden, da ja bekannt ist, dass die Anwesenheit von Pepton die Peptonisirung der Eiweissstoffe durch Enzyme verzögert[1]);

1) Der hemmende Einfluss von Pepton auf die Peptonisirung des Fibrins durch Pepsin wurde schon von Kühne nachgewiesen. Kühne, Lehrb. d. physiol. Chemie, 1866.

und auf Peptonisirung führt sich auch der Process der Gelatineverflüssigung zurück.

Zur Aufklärung der Frage nach dem Einfluss des Peptons auf die Verflüssigung der Gelatine durch Enzyme habe ich einen Versuch mit Pepsin ausgeführt. Bei diesem, ebenso wie auch bei den folgenden Versuchen, benutzte ich die mir von Herrn Professor W. Pfeffer empfohlene Methode.

Eine 6—8proc. Gelatinelösung, zu der man etwas fein zerriebenes Thymol als Antisepticum hinzufügte, wurde durch Zusatz von in Wasser zerriebener Tusche schwarz gefärbt. Diese Lösung wurde im flüssigen Zustande (nach Erhitzen) in dünne Glascapillare gebracht. Nach dem Erkalten und Erstarren der Gelatine wurden diese in 20—25 mm lange Stücke zertheilt, welche in die auf die Anwesenheit von Enzym zu prüfenden Lösungen hineingestellt wurden. Aus der Auflösung der Gelatine in den Capillarröhrchen, die in Folge der schwarzen Farbe der Gelatine deutlich zu sehen war, konnte man nicht nur auf die Anwesenheit oder Abwesenheit von Enzym, sondern auch auf die verhältnissmässige Wirkungsstärke desselben schliessen, indem man bei Vergleichsversuchen die Mengen der in den Capillaren aufgelösten Gelatine zusammenstellte.

Versuch 13. Zur Prüfung des Einflusses, welchen Pepton auf die Auflösung der Gelatine durch Pepsin ausübt, wurden drei gleiche Theile Pepsinlösung, je zu 5 ccm, genommen; zu der einen Portion (*A*) wurden 5 ccm einer 10proc. Peptonlösung, zu den beiden anderen (*B* und *C*) je 5 ccm Wasser zugesetzt, und die eine von den letzteren (*B*) wurde kurze Zeit im Wasserbade erhitzt. Nachdem noch Chloroform hinzugegeben und die Capillarröhrchen mit der Gelatine hineingethan worden waren, wurden alle Probegläschen mit den angegebenen Flüssigkeiten bei 18° stehen gelassen. Nach 24 Stunden war eine beträchtliche Menge der Gelatine in der Capillare der Flüssigkeit *C* aufgelöst, während man in den beiden andern Capillaren keine Auflösung bemerken konnte. Somit hat ein Zusatz von Pepton der Wirkung Pepsins auf Gelatine Einhalt gethan. Bei diesem Versuche wurde aber eine Lösung des Witt-schen „Pepton"-Präparates verwendet. Dieses Präparat enthält Albumosen, und deshalb gab es beim Versetzen mit Wasser einen Niederschlag. Ein ziemlich bedeutender Niederschlag bildete sich auch in der Flüssigkeit *A*, welche eine Mischung von Pepton- und Pepsinlösungen darstellte. Da nun Enzyme bekanntlich von den

in Lösungen entstehenden Niederschlägen leicht mitgerissen werden, so konnte man hier auf den Gedanken kommen, dass die Wirkung des Pepsins auf die Gelatine sich nach Zusatz von Pepton nur deshalb nicht geäussert habe, weil dasselbe mit dem Niederschlage zusammen aus der Lösung ausgefällt war.

Aus diesem Grunde wurde der Versuch mit einer Peptonlösung, die keinen Niederschlag beim Verdünnen gab, wiederholt. Eine solche Lösung wurde auf folgende Weise bereitet. Ein abgewogenes Quantum von Witt's Peptonpräparat wurde mit 60—70proc. Alkohol extrahirt, das Extract abfiltrirt und der ungelöste Rückstand auf dem Filter gesammelt, ausgetrocknet und gewogen, um das Gewicht des in Lösung gegangenen Theiles zu bestimmen. Nachdem der Alkoholauszug durch Eindunsten im Wasserbade vom Alkohol völlig befreit war, wurde die Flüssigkeit mit soviel Wasser versetzt, dass der Peptongehalt derselben 10% ausmachte. Diese Lösung, die beim Verdünnen mit Wasser vollständig klar blieb, wurde dann für den zweiten Versuch verwendet. Im Uebrigen wurde der Versuch ebenso ausgeführt, wie der vorhergehende. Das Resultat war auch hier dasselbe. Nach 24 Stunden sah man eine Auflösung der Gelatine nur in der nicht gekochten Pepsinlösung ohne Pepton. In der peptonhaltigen Flüssigkeit konnte man eine unbedeutende Auflösung der Gelatine erst nach mehreren Tagen wahrnehmen, als in dem Capillarröhrchen, welches sich in der peptonfreien Flüssigkeit befand, schon die ganze Gelatine verflüssigt war.

Dieser Versuch zeigte mit Sicherheit, dass Pepton die Einwirkung des Enzyms auf Gelatine verzögert, und sprach somit für die Wahrscheinlichkeit der letzteren von den beiden, oben angeführten Erklärungsweisen der Abhängigkeit der Gelatineverflüssigung von der Anwesenheit von Pepton, bei der Entwickelung von Mikroorganismen auf derselben. Aber zur selben Zeit beseitigte das erhaltene Resultat freilich auch nicht die Möglichkeit der anderen Erklärung dieser Erscheinung, nämlich der, dass das Pepton hindernd auf die Bildung und Ausscheidung des Enzyms durch die Mikroorganismen einwirke. Die Entscheidung der Frage nach dieser letzteren Wirkungsweise des Peptons war denn auch die Aufgabe meiner weiteren Versuche, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe.

Die Einwirkung von Pepton auf die Ausscheidung eines Gelatine verflüssigenden proteolytischen Enzyms durch Schimmelpilze.

Zur Aufklärung der Frage, welchen Einfluss Pepton auf die Ausscheidung eines Gelatine verflüssigenden Enzyms durch Schimmelpilze ausübt, habe ich eine vergleichende Prüfung von Kulturen vorgenommen, wobei mir bei den einen „Pepton", bei den anderen dagegen weinsaures Ammon als Stickstoffquelle diente.

Zu dieser Prüfung wurden *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* genommen. Mit jedem Pilze wurden drei Kulturen angestellt, die wir mit den Lettern *A*, *B* und *C* bezeichnen werden. Für jede Kultur wurden 50 ccm Flüssigkeit folgender Zusammensetzung genommen:

A	weinsaures NH_4 .	1 %	Zucker 3 %, Salze 0,2 %.
B	Pepton	1 „	
C	Pepton	4 „	

Nach Verlauf einiger Zeit (nach 5 Tagen beim *Aspergillus niger*, der um diese Zeit in allen Kulturen sich im Anfangsstadium der Sporenbildung befand, und nach 20 Tagen bei *Penicillium glaucum*) wurden die Kulturflüssigkeiten von den Mycelen abfiltrirt und, unter Anwendung der oben beschriebenen Capillarröhrchen, einer Prüfung auf die Anwesenheit von Gelatine verflüssigendem Enzym unterworfen.

Was die Pilzmycele der Kulturen anbetrifft, so wurden auch sie auf die Anwesenheit des genannten Enzyms geprüft.

Versuch 14. Das Mycel jeder Kultur wurde aus dem Kolben auf ein Filter gebracht, mit Wasser ausgewaschen, 10—15 Minuten lang mit absolutem Alkohol behandelt und bei einer Temperatur von 35° ausgetrocknet. Darauf wurde jedes Mycel im Mörser verkleinert; von der so erhaltenen, pulverartigen Masse wurden zwei ungefähr gleiche Antheile genommen und in Probecylinder gethan. In jedem Probecylinder wurden 3 ccm Wasser zugesetzt, und, nachdem einer derselben kurze Zeit im Wasserbade bis fast auf den Siedepunkt erhitzt worden war, noch ein ebensolches Volumen 8proc., thymolhaltiger Gelatinelösung hinzugefügt. Alle so zubereiteten Probecylinder mit den Pilzen aller Kulturen wurden 24 Stunden lang bei einer Temperatur von 35° stehen gelassen und

dann bis zur gewöhnlichen Temperatur abgekühlt. Beim Abkühlen wurde ein Erstarren der Gelatine nur in den Probecylindern beobachtet, wo die Mycelmasse dem Erhitzen ausgesetzt worden war. In allen übrigen blieb die Gelatine im flüssigen Zustande. Folglich enthielten die Pilze aller Kulturen, sowohl die mit weinsaurem Ammon, als auch die mit Pepton, ein Gelatine verflüssigendes Enzym.

Die Untersuchung der Kulturflüssigkeiten sollte zeigen, ob in allen Fällen die Pilze die Fähigkeit besessen hatten, das in ihnen entdeckte Enzym in das sie umgebende Medium abzuscheiden.

a) Untersuchung der Kulturflüssigkeiten von *Aspergillus niger*.

Sämmtliche von den Kulturen des *Aspergillus niger* abfiltrirten Flüssigkeiten reagirten schwach sauer und enthielten keinen Zucker.

Versuch 15. Von jeder Flüssigkeit wurden zur Prüfung auf die Anwesenheit von Enzym zwei Theile genommen. Nachdem der eine derselben kurze Zeit im Wasserbade erhitzt worden war, wurde zu beiden etwas Chloroform zugesetzt. In alle so zubereitete Probecylinder wurden dann Capillaren mit mit Tusche angefärbter Gelatine hineingebracht, worauf dieselben bei 18° stehen gelassen wurden. Nach 24 Stunden konnte man eine bedeutende Auflösung der Gelatine in den nicht gekochten Proben der Kulturflüssigkeit *B* (1 % Pepton) bemerken; etwas später begann die Verflüssigung auch in der nicht gekochten Kulturflüssigkeit *C* (4 % Pepton). In den darauf folgenden Tagen ging die Verflüssigung in beiden Flüssigkeiten mit fast der gleichen Geschwindigkeit vor sich, und nach 5—6 Tagen waren in den Capillaren ca. 5 mm Gelatine aufgelöst. In allen den gekochten Flüssigkeiten, und ebenso auch in der nicht gekochten Flüssigkeit der Kultur *A* (mit weinsaurem Ammon) konnte man während dieser Zeit dagegen keine Verflüssigung der Gelatine wahrnehmen[1]).

1) Das von mir erhaltene negative Resultat für die nicht gekochte Flüssigkeit der Kultur *A* scheint mit den Angaben Malfitano's (l. c., Prem. mémoire) in Widerspruch zu stehen. Derselbe hat nämlich Kulturen von *Aspergillus niger* auf den Raulin'schen Lösungen gezogen, also sich derselben Stickstoffbezugsquelle bedient, welche auch bei mir in der Kultur *A* war, und in den Kulturflüssigkeiten die Anwesenheit eines Gelatine verflüssigenden Enzyms constatirt. Hierzu muss man aber bemerken, dass der genannte Forscher bei der Prüfung der Fähigkeit der Flüssigkeiten, Gelatine zu verflüssigen, eine viel empfindlichere Methode, als die von mir angewandte, benutzt hat: Er mischte

b) Untersuchung der Kulturflüssigkeiten von *Penicillium glaucum*.

Alle Kulturflüssigkeiten des *Penicillium glaucum* hatten eine schwach alkalische Reaction und enthielten keinen Zucker.

Versuch 16. Der erste Versuch mit den Kulturflüssigkeiten von *Penicillium* wurde ebenso ausgeführt, wie der vorhergehende mit denen des *Aspergillus*. Die Prüfung der Flüssigkeiten führte in diesem Falle zu demselben Resultate, wie früher. Schon nach 2 Tagen konnte man in den nicht gekochten Flüssigkeiten der Kulturen *B* (1 % Pepton) und *C* (4 % Pepton) eine bedeutende Auflösung der Gelatine bemerken. In diesen Flüssigkeiten dauerte die Auflösung auch an den folgenden Tagen fort, wobei sie etwas schneller in der Flüssigkeit *C* vor sich ging. In den vorher gekochten Flüssigkeiten, ebenso wie in der nicht gekochten Flüssigkeit der Kultur *A* (mit weinsaurem Ammon), war keine Auflösung der Gelatine zu sehen.

Also ist mit Hilfe der von mir benutzten Methode die Anwesenheit eines Gelatine verflüssigenden Enzyms sowohl bei *Aspergillus niger*, als auch bei *Penicillium glaucum* nur in den Fällen entdeckt worden, wo in der Kulturlösung „Pepton" enthalten war.

Die Mangelhaftigkeit der soeben beschriebenen Versuche besteht darin, dass die vergleichende Prüfung der Flüssigkeiten nicht unter den gleichen Bedingungen ausgeführt wurde, eben weil die Flüssigkeiten nicht dieselbe Zusammensetzung hatten.

Versuch 17. Den bezeichneten Mangel bei der Ausführung der vorigen Versuche in Betracht ziehend, wiederholte ich die vergleichende Prüfung der Kulturflüssigkeiten *A* und *C* von *Penicillium glaucum*, indem ich zu dem zur Untersuchung genommenen Antheile jeder Flüssigkeit ein gleiches Volumen der anderen Flüssigkeit, welches zuvor im Wasserbade erhitzt wurde, zusetzte. Die Untersuchung der Wirkung dieser combinirten Flüssigkeiten führte zu folgendem Resultate:

---

nämlich die zu untersuchende Flüssigkeit mit einer Gelatinelösung und liess diese Mischung eine Zeit lang bei einer Temperatur von 35° stehen; darauf kühlte er die Lösung ab, und aus der Abnahme der Fähigkeit derselben, zu erstarren, folgerte er, dass die zu prüfende Flüssigkeit ein Enzym enthalte. Mit Hilfe dieser Methode konnten offenbar viel geringere Mengen von Enzym entdeckt werden, als bei dem Verfahren mit Capillarröhrchen, wo die Berührungsfläche eine begrenzte war und die Temperatur über 20° nicht hinausging.

5 ccm der Flüssigk. *C* + 5 ccm der gekochten Flüssigk. *A*	nach 2 Tag. bedeutende Auflösung der Gelatine (ca. 3 mm),
5 ccm der Flüssigk. *A* + 5 ccm der gekochten Flüssigk. *C*	keine Auflösung.

Also auch hier gelang es, die Anwesenheit eines Gelatine verflüssigenden Enzyms nur in der peptonhaltigen Kulturflüssigkeit zu entdecken.

Oben wurde erwähnt, dass die Kulturflüssigkeit des auf „Pepton" gezogenen *Penicillium* die alkalische Reaction hatte. Es konnte nun die Frage entstehen, ob nicht diese letztere die Ursache der Gelatineverflüssigung sei. Was den Umstand anbetrifft, dass die Flüssigkeit beim Erhitzen die Fähigkeit, auf Gelatine einzuwirken, verlor, so konnte man dies dadurch erklären, dass ein Theil des in derselben enthaltenen Ammoniaks beim Kochen entwich, wodurch die Alkalescenz der Flüssigkeit geschwächt wurde.

Versuch 18. Um nun über die Bedeutung der alkalischen Reaction der Flüssigkeit ins Reine zu kommen, stellte ich noch einen Versuch mit der Flüssigkeit der Kultur *C* an, nachdem ich das Ammoniak derselben mit Essigsäure neutralisirt hatte (Indicator Lackmus).

		Nach 3 Tagen Verflüssig. d. Gelatine in den Capillarröhrchen
Die Flüssigkeit neutralisirt	gekocht	keine Verflüss.
	nicht gekocht . . .	3 — 3 mm[1])
Die Flüssigkeit nicht neutralisirt (nicht gekocht) .		3,5 — 3,5 mm

Man sieht aus der angeführten Tabelle, dass auch in der neutralisirten Flüssigkeit eine fast ebenso energische Auflösung der Gelatine stattfand, wie in der nicht neutralisirten[2]).

1) Indem ich die Auflösung der Gelatine in den Capillarröhrchen in Millimetern ausdrücke, führe ich hier, wie auch unten, immer zwei Zahlen an, welche beim Messen der Auflösung an dem einen und dem andern Ende der Capillare erhalten sind.

2) Die von den vorhergehenden Versuchen übriggebliebenen Flüssigkeiten der Kulturen *B* und *C* wurden vermischt und gelegentlich zur Prüfung der Frage, in welcher Weise wohl einige Substanzen die Wirkung des in diesen Flüssigkeiten entdeckten Enzyms auf Gelatine beeinflussen mögen, verwendet. In dieser Hinsicht werden Pepton, Zucker, weinsaures Ammon und Oxalsäure geprüft. Von diesen Substanzen wurden solche Mengen genommen, dass in der Flüssigkeit der Gehalt an Pepton 4%, an Zucker 10%, an wein-

Das negative Resultat, zu dem ich bei der Prüfung der weinsaures Ammon enthaltenden Kulturflüssigkeit gelangte, lässt freilich auf die völlige Abwesenheit des zu untersuchenden Enzyms in derselben nicht schliessen. Vielleicht war die von mir benutzte Methode nicht empfindlich genug, um dasselbe in diesen Flüssigkeiten zu entdecken. Was wenigstens *Aspergillus niger* anbetrifft, so ist es Malfitano[1]), der mit Hilfe einer empfindlicheren Methode auf Raulin'scher Lösung gezogene Kulturen dieses Pilzes in demselben Entwickelungsstadium, in welchem sie auch von mir geprüft wurden, d. h. im Anfange der Sporenbildung, untersuchte, immer gelungen, in den Kulturflüssigkeiten die Anwesenheit eines Gelatine verflüssigenden Enzyms nachzuweisen. Jedenfalls geht aber aus den Resultaten der vorher beschriebenen Versuche hervor, dass das proteolytische Enzym, dessen Wirkung in der Auflösung von Gelatine besteht, von den untersuchten Pilzen bei der Entwickelung auf „Pepton" energischer ausgeschieden wird, als beim Wachsthum auf weinsaurem Ammon. Analoge Beobachtungen über den Einfluss der Zusammensetzung der Nährlösung auf die Ausscheidung von Casease durch *Aspergillus glaucus* und *Penicillium glaucum* werden auch von Duclaux[2]) mitgetheilt. Auf Medien, welche milchsauren Kalk und Mineralsalze, mit Ammonsalzen als Stickstoff-

saurem Ammon 1% und an Oxalsäure 0,3% ausmachte. In der folgenden Tabelle sind die Combinationen und die Werthe der durch dieselben hervorgerufenen Gelatineverflüssigung angegeben.

	Nach 8 Tagen Verflüssig. d. Gelatine in den Capillarröhrchen
5 ccm der Kulturflüssigkeit + 4 ccm 10 proc. Peptonlösung + 1 ccm Wasser	3 — 3,5 mm
5 ccm der Kulturflüssigkeit + 5 ccm 20 proc. Zuckerlösung	6,5 — 6,5 „
5 ccm der Kulturflüssigkeit + 1 ccm 10 proc. Lös. weinsauren NH_4 + 4 ccm Wasser	10 — 10 „
5 ccm der Kulturflüssigkeit + 1,5 ccm 2 proc. Oxalsäure + 3,5 ccm Wasser	0 — 0 „
5 ccm der Kulturflüssigkeit + 5 ccm Wasser	8 — 8 „
5 ccm der Kulturflüssigkeit + 5 ccm Wasser, gekocht	0 — 0 „

In diesem Versuche rief, ebenso wie in dem oben beschriebenen mit Pepsin, ein Zusatz von Pepton (in diesem Falle wurde die von mir bereitete Peptonlösung, welche beim Verdünnen mit Wasser keinen Niederschlag gab, verwendet) eine bedeutende Verzögerung der Gelatineverflüssigung hervor. In Gegenwart von 0,3 proc. Oxalsäure äusserte das Enzym keine Wirkung auf die Gelatine.

1) l. c.

2) E. Duclaux, Traité de Microbiologie, T. II, 1899, chap. V.



quelle, enthielten, schieden die erwähnten Pilze weder Lipase noch Casease aus, dagegen war die Gegenwart des einen wie auch des anderen Enzyms beim Kultiviren derselben Pilze auf Milch deutlich erkennbar.

Einfluss des Peptons auf die Bildung eines (Gelatine verflüssigenden) proteolytischen Enzyms in dem Pilze selber.

Es wurde oben gezeigt, dass Mycele von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* sowohl in den Kulturen auf Pepton, als auch auf weinsaurem Ammon ein Gelatine verflüssigendes Enzym enthielten. Der Zweck der im folgenden zu beschreibenden Versuche mit *Aspergillus niger* war, eine quantitative Bestimmung des Enzymgehaltes in dem Pilze bei der einen und bei der anderen Stickstoffbezugsquelle zu geben.

Versuch 19. Angestellt wurden 3 Kulturen mit *Aspergillus niger*. Für jede Kultur wurden 100 ccm Nährlösung genommen. Alle Lösungen enthielten gleiche Mengen Zucker (10%) und Salze (0,2%). Was Pepton und weinsaures Ammon anbetrifft, so war der Gehalt derselben in den einzelnen Kulturen folgender:

Kultur *A* . . 1% Pepton,
„ *B* . . 1 „ „ u. 1% weinsaur. NH_4,
„ *C* . . 1 „ weinsaur. NH_4.

Dauer der Kulturen 5 Tage. Nach Verlauf dieser Zeit wurden die Flüssigkeiten abgegossen (in allen Flüssigkeiten beträchtliche Mengen von die Fehling'sche Lösung reducirendem Zucker und saure Reaction); die Mycele wurden sorgfältig mit Wasser ausgewaschen, kurze Zeit (10—15 Minuten lang) mit absolutem Alkohol behandelt, bei 35—40° getrocknet und im Mörser zerrieben. Das verkleinerte Mycel jeder Kultur wurde gewogen, und zu jedem 10 ccm Wasser auf 1 g des Trockengewichtes und etwas Chloroform zugesetzt. Einige Tage darauf wurden die Flüssigkeiten abfiltrirt; von jeder wurden zwei Theile genommen und es wurde, nachdem einer derselben kurze Zeit im Wasserbade erhitzt worden war, in jede zu untersuchende Probe des Extractes ein Capillarröhrchen mit Gelatine hineingebracht. In der Tabelle führe ich das Gewicht der Pilze, das Quantum des zum Extrahiren verwendeten Wassers und die Grösse der Gelatineauflösung an.

	Mycelgewicht	Wasser	Nach einigen Tagen Auflösung der Gelatine in den Capillarröhrchen nicht gekocht	gekocht
A	1,644 g	16,4 ccm	9 — 9 mm	keine Auflösung
B	4,219 „	42,2 „	1,5 — 1,5 „	„ „
C	3,168 „	31,7 „	3 — 3 „	„ „

Dieselben Extracte wurden einer nochmaligen Prüfung unterworfen, wobei zur Ausgleichung der Wirkungsbedingungen des Enzyms gleiche Mengen der Extracte je zu zweien combinirt wurden, nachdem der eine Antheil zuvor im Wasserbade erhitzt worden war. In der folgenden Tabelle sind die Combinationen und die Grössen der durch die Einwirkung dieser combinirten Flüssigkeiten hervorgerufenen Gelatineauflösung in den Capillaren angegeben. Die Flüssigkeiten, bei denen die Bezeichnung der Kultur in Klammern steht, wurden zuvor aufgekocht.

	Nach einigen Tagen Auflös. d. Gelatine in den Capillarröhrchen
3 ccm *A* + 3 ccm (*B*)	6,0 — 5,5 mm
3 „ *B* + 3 „ (*A*) . . .	1,5 — 1,5 „
3 „ *B* + 3 „ (*C*) . . .	1 — 1 „
3 „ *C* + 3 „ (*B*) . . .	2,5 — 2,5 „

Versuch 20. In diesem Versuche wurden die Mycele zweier Kulturen von *Aspergillus niger*, deren eine (*A*) auf Pepton, die andere (*B*) auf weinsaurem Ammon gezogen worden war, einer vergleichenden Prüfung unterworfen. Für jede Kultur wurden 100 ccm Nährlösung mit dem gleichen Gehalte an Zucker (15 %) und Salzen (0,2 %) genommen; die Kulturlösung *A* enthielt 4 % Pepton, die Kulturlösung *B* 1 % weinsaures Ammon. Dauer der Kulturen 5 Tage. Die Mycele wurden ebenso wie beim vorhergehenden Versuche behandelt, und die wässerigen Extracte wurden mittels Gelatine enthaltender Capillaren geprüft.

	Mycelgewicht	Wasser z. Extrahiren	Nach einigen Tagen Auflösung d. Gelatine in den Capillarröhrchen
A	1,636 g	16,4 ccm	5,5 — 5,5 mm
B	2,618 „	26,2 „	3,0 — 3,5 „

Aus den Ergebnissen der oben angeführten Versuche mit *Aspergillus niger* ist ersichtlich, dass, unter Beibehaltung desselben Verhältnisses der Mycelmengen zu dem Quantum des zum Extrahiren verwendeten Wassers, die Extracte der auf Pepton kultivirten

Pilze auf die Gelatine energischer einwirken, als die Extracte der auf weinsaurem Ammon gewachsenen. Ferner vermindert die Combinirung des letzteren mit Pepton, soviel man auf Grund der Resultate des Versuchs 19 schliessen kann, den relativen Enzymgehalt des Pilzes, im Vergleich mit den auf Pepton allein gezogenen Kulturen. Stellen wir nun die das Mycelgewicht ausdrückenden Zahlen mit den die Wirkungskraft der Extracte charakterisirenden Zahlen der beiden Versuche zusammen, so finden wir überhaupt, dass der relative Gehalt der Mycele an proteolytischem Enzym, der sich durch die Gelatineverflüssigung ausdrückt, im umgekehrten Verhältniss steht zu der Entwickelungsstärke des Pilzes oder, wenn man die Gleichheit aller Entwickelungsbedingungen in den einzelnen Kulturen meiner Versuche, mit Ausnahme der Stickstoffbezugsquellen, in Betracht zieht, zu dem Grade der Aneignungsleichtigkeit der in der Nährlösung enthaltenen Stickstoffform. In diesem Falle verzögert in den Kulturen somit die Anwesenheit solcher Verbindungen, welche dem Pilze leicht assimilirbaren Stickstoff darbieten, die Bildung des zu betrachtenden Enzyms in den Mycelen ebenso, wie leicht anzueignende Kohlenhydrate die Bildung von Diastase in lebenden Zellen hemmen.

Die dargelegten Versuche über den Einfluss des Pepton auf die Bildung und Ausscheidung eines Gelatine verflüssigenden Enzyms durch Pilze führen zu der Schlussfolgerung, dass die Entwickelung des Pilzes auf Pepton, im Vergleich mit der Entwickelung desselben auf weinsaurem Ammon, nicht nur von einer reichlicheren Ausscheidung dieses Enzyms in die Kulturflüssigkeit, sondern auch von einer reichlicheren Bildung desselben im Pilze selbst begleitet wird.

Die Untersuchung der Wirkung der Mycele selbst und ihrer Extracte auf Gelatine und Pepton zeigte, dass in den auf Pepton kultivirten Pilzen ein Enzym, oder Enzyme, enthalten sind, welche die Fähigkeit, Gelatine zu verflüssigen und Pepton bis auf die Amidosäuren zu zerspalten, besitzen. Hieraus konnte man natürlicher Weise den Schluss ziehen, dass auch die Umwandlung von Pepton und Fibrin unter Bildung von Amidosäuren in den Pilzkulturen sich unter Mitwirkung derselben Enzyme vollziehe. Unerklärt bleibt aber bei den obigen Versuchen die Frage, wo eigentlich dieser Zerspaltungsprocess, der von der Bildung von Amidosäuren

begleitet wird, vor sich geht: ob er nicht, wenigstens zum Theil, ausserhalb des Pilzes, unter dem Einflusse der von demselben in die Flüssigkeit ausgeschiedenen Enzyme, stattfindet[1]). Durch die vorhergehenden Versuche wurde nachgewiesen, dass die Schimmelpilze bei ihrer Entwickelung auf Pepton ein Gelatine verflüssigendes Enzym ausscheiden. Es entsteht nun die Frage, ob hier nicht ebenso, wie in den Pilzen selber, neben dieser Wirkung auf Gelatine auch die Fähigkeit, Pepton zu zerspalten, vorhanden ist. Zur Lösung dieser Frage wurden Versuche mit *Aspergillus niger* und *Mucor racemosus* ausgeführt.

Da diese Versuche vor allem zeigen mussten, **ob Pepton und Fibrin** in den früher von mir untersuchten Kulturen irgend welche **Veränderungen ausserhalb des Pilzes, in der Flüssigkeit selber, durch das Einwirken der von dem Pilze ausgeschiedenen Enzyme erlitten hatten**, so wurden die Kulturen unter denselben Bedingungen, wie die früheren, angestellt. Nach Verlauf einiger Zeit wurde die Kulturflüssigkeit von dem Mycel abfiltrirt, und es wurden zwei Proben von derselben genommen. In der einen wurde sogleich der Stickstoff der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen bestimmt, die andere wurde aber nach Zusatz von Chloroform einige Tage lang in einen Thermostaten mit derselben Temperatur, bei welcher die Kulturen gezogen wurden, stehen gelassen, worauf auch in dieser Probe dieselbe Stickstoffbestimmung vorgenommen wurde. Die Zusammenstellung der Resultate der ersten und der zweiten Analyse charakterisirte die in Abwesenheit des Pilzes erlittene Veränderung des „Pepton".

Versuch 21. *Aspergillus niger*. Angestellt wurde eine Kultur mit 100 ccm Nährlösung, welche 4% Pepton, 0,2% Zucker und 0,2% Salze enthielt. Dauer der Kultur 5 Tage. Von der vom Mycel abfiltrirten Flüssigkeit, welche eine schwach saure Reaction hatte, wurden zwei Proben, je zu 25 ccm, genommen. Die eine (*a*) wurde einer sofortigen Analyse unterworfen, die andere (*b*) nach 10 Tage langem Stehen im Thermostaten bei einer Temperatur von 27°. Die Analyse ergab Folgendes:

---

1) Was die Kulturen auf Fibrin anbetrifft, so wurde die ursprüngliche Auflösung desselben offenbar durch den Einfluss des von dem Pilze in die Flüssigkeit ausgeschiedenen Enzyms bedingt, und wenn ich die oben aufgestellte Frage auch auf diese Kulturen beziehe, so meine ich nur den weiteren Umwandlungsprocess der ursprünglichen Fibrinauflösungsproducte bis auf die Amidosäuren.

	N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen in mg (auf 25 ccm)	in % des Pepton-N
a	58,44	40,0
b	95,00	65,0

Versuch 22. *Mucor racemosus*. Angestellt wurden zwei Kulturen (*A* und *B*), jede mit 100 ccm Nährlösung, welche 4% Pepton[1]), 0,2% Glykose und 0,2% Salze enthielt. Temperatur + 23°. Nach 10 Tagen wurde die Flüssigkeit der Kultur *A* vom Mycel abfiltrirt und bis zu einem Volumen von 150 ccm verdünnt; dann wurden von derselben zwei Proben zu 50 ccm genommen. Die eine Probe (*a*) wurde sogleich analysirt, die andere (*b*) mit der Kultur *B* zusammen bei der früheren Temperatur stehen gelassen. Die Probe *b* und die Kultur *B* wurden erst nach 25 Tagen einer Untersuchung unterworfen. Die Reaction beider Kulturflüssigkeiten war alkalisch. Bei der Untersuchung aller Flüssigkeiten wurde ausser dem Stickstoff der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen auch der Ammoniakstickstoff bestimmt.

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit			in % des Pepton-N[2])		
	A		*B*	*A*		*B*
	a	*b*		*a*	*b*	
N der durch Tannin nicht fällb. Subst.	187,44	344,45	454,40	31,5	58,0	76,5
Ammoniak-N . .	51,12	58,79	96,56	8,6	9,9	16,3

Die Flüssigkeiten der Kulturen *A* und *B* hatten die alkalische Reaction in Folge der Anwesenheit von freiem Ammoniak oder Ammoniumcarbonat. Um den Stickstoffverlust in der Kultur *B*, welcher durch die Verflüchtigung des Ammoniaks entstehen konnte, festzustellen, wurde in beiden Flüssigkeiten der Gesammtstickstoff bestimmt.

	A	*B*
Gesammt-N in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit . . .	584,47	585,04

Beim Vergleichen dieser Zahlen finden wir, dass während der Entwickelung des Pilzes in Kultur *B* kein Stickstoffverlust statt-

1) Bei diesem Versuche wurde nicht Witt's Peptonpräparat, das ich bei den anderen Versuchen benutzte, verwendet. Der Stickstoffgehalt des neuen Präparates (Adamkiewicz's Pepton) betrug 14,85%.

2) 4 g Pepton enthielten 0,594 g N.

gefunden hatte. Was das Pilzmycel anbetrifft, so war das Gewicht desselben in beiden Kulturen fast gleich.

	A	*B*
Gewicht des bei 100 ccm ausgetrockneten Mycels	0,18 g	0,21 g

Aus den bei den Versuchen 21 und 22 ermittelten Zahlen ist ersichtlich, dass in den vom Pilze getrennten Flüssigkeiten, bei Beibehaltung derselben Bedingungen, unter denen die Kulturen gezogen wurden, eine Umwandlung des Peptons vor sich geht, die von der Bildung von durch Tannin nicht fällbaren Substanzen begleitet wird. Wie die Versuche mit *Mucor racemosus* zeigen, und wie man auch schon erwarten konnte, war die Menge der Peptonzerspaltungsproducte in derjenigen Flüssigkeit, welche mit dem Pilze in Berührung blieb, grösser, als in der von ihm getrennten. Ferner wurde in Gegenwart des Pilzes die Bildung beträchtlicher Mengen von Ammoniak beobachtet, während ohne ihn die Menge des letzteren fast unveränderlich blieb. Folglich steht die Bildung von Ammoniak, wenigstens die der Hauptmasse desselben, im unmittelbaren Zusammenhange mit dem Mycel.

Was *Aspergillus niger* anbetrifft, so ist die folgende Thatsache auffallend. Nach Entfernung des Mycels aus der Kulturflüssigkeit wurde in derselben, als sie unter die gewöhnlichen Kulturbedingungen des Pilzes gebracht worden war, eine Anhäufung von durch Tannin nicht fällbaren Peptonumwandlungsproducten beobachtet. Diese Producte mussten in der Flüssigkeit offenbar auch bei der Entwickelung des Pilzes auf derselben erzeugt werden, aber, wie die obigen Untersuchungen von *Aspergillus*-Kulturen auf Pepton zeigen, befand sich dann fast der ganze Stickstoff des gespaltenen Pepton in der Flüssigkeit in der Gestalt von Ammoniak. Die Ursache dieser Erscheinung liegt offenbar darin, dass die in der Flüssigkeit entstandenen, ursprünglichen Peptonzerspaltungsproducte, Amidosäuren etc., von dem Pilze unter Bildung von Ammoniak umgewandelt werden.

Durch Versuche, deren Beschreibung unten folgt, suchte ich mich davon zu überzeugen, dass *Aspergillus niger* thatsächlich die Fähigkeit besitzt, in Anwesenheit von Pepton, d. h. unter Bedingungen, welche bei seiner Kultivirung auf Pepton gegeben sind, den Stickstoff der Amide und Amidosäuren in Ammoniak umzuwandeln.

Umwandlung des Stickstoffs der Amide und Amidosäuren in Ammoniak in den Kulturen von *Aspergillus niger*.

Versuch 23. Bei diesem Versuche wurde Asparagin verwendet. Angestellt wurden drei Kulturen, jede mit 100 ccm Nährlösung folgender Zusammensetzung:

A	1,8 % Asparagin	Zucker 0,2 %,
B	3 „ Pepton	Salze 0,2 „
C	1,8 „ Asparagin und 3 „ Pepton	

Dauer der Kulturen 23 Tage. In den von den Mycelen abfiltrirten Flüssigkeiten wurde der Gesammtstickstoff und der Ammoniakstickstoff bestimmt[1]).

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit			in % des Gesammt-N der Nährlösung[2])		
	A	*B*	*C*	*A*	*B*	*C*
Gesammt-N	322,31	415,83	420,24	96,0	94,7	92,9
Ammoniak-N	241,58	288,99	592,40	80,8	65,8	76,4

Versuch 24. Dieser Versuch mit Asparagin wurde auf die gleiche Weise, wie der soeben beschriebene, angestellt. Für jede Kultur wurden 50 ccm Nährlösung folgender Zusammensetzung genommen.

A	1 % Asparagin	Zucker 0,4 %
B	4 % Pepton	Salze 0,2 %
C	1 % Asparagin u. 4 % Pepton	

Dauer der Kulturen 10 Tage. Die bei 100° ausgetrockneten Decken hatten folgendes Gewicht:

A 0,12 g, *B* 0,53 g, *C* 0,60 g.

In den von den Mycelen abfiltrirten Flüssigkeiten wurden dieselben Bestimmungen, wie in dem vorhergehenden Versuche, ausgeführt:

---

1) Das Ammoniak wurde auch in den Asparagin enthaltenden Kulturflüssigkeiten mit Hilfe der gewöhnlichen Methode bestimmt; falls dieses Amid auch in den Flüssigkeiten in noch unzersetztem Zustande vorhanden gewesen wäre, so konnte die Ungenauigkeit doch nicht bedeutend sein, da, nach den Angaben Bosshard's (l. c.), Asparagin beim Kochen seiner Lösungen mit MgO fast kein NH_3 abspaltet.

2) 1,8 g Asparagin enthalten 0,336 g N; 3 g Pepton 0,439 g N.

	in mg auf 50 ccm der Kulturflüssigkeit			in °/₀ des Gesammt-N der Nährlösung[1])		
	A	*B*	*C*	*A*	*B*	*C*
Gesammt-N	80,58	267,60	329,28	85,7	91,6	85,3
Ammoniak-N	78,09	187,02	271,08	83,1	64,0	70,2

Auf Asparagin allein entwickelte sich der Pilz in beiden Versuchen schwach. In der Flüssigkeit waren bedeutende Mengen Oxalsäure vorhanden. Die Ergebnisse der Analyse zeigen, dass bei der Entwicklung von *Aspergillus niger* auf Asparagin eine Abspaltung des Asparaginstickstoffs in der Gestalt von Ammoniak stattfand, und dass nicht nur der Amid-, sondern auch der Aminstickstoff abgespaltet wurde. Dieselbe Umwandlung erlitt das Asparagin auch in Anwesenheit von Pepton, und es vollzog sich, soviel man nach den gefundenen Mengen Ammoniak annehmen kann, diese Umwandlung mit derselben Energie, wie auch ohne Pepton.

Versuch 25. Dieser Versuch wurde ähnlich dem vorhergehenden angestellt, nur wurde das Asparagin durch Leucin und Tyrosin ersetzt. Für jede Kultur wurden 50 ccm Nährlösung folgender Zusammensetzung genommen:

A 4 °/₀ Pepton
B { 4 °/₀ Pepton, 0,4 °/₀ Leucin
C { 4 °/₀ Pepton, 0,4 °/₀ Tyrosin
D 0,4 °/₀ Leucin
E 0,4 °/₀ Tyrosin

} Zucker 0,4 °/₀, Salze 0,2 °/₀

Dauer der Kulturen 10 Tage. Die Gewichtsbestimmung der bei 100° ausgetrockneten Decken ergab folgende Werthe:

A 0,55 g, *B* 0,63 g, *C* 0,60 g, *D* 0,09 g, *E* 0,12 g.

Bei der Analyse der von den Mycelen abfiltrirten Flüssigkeiten wurde gefunden:

	in mg auf 50 ccm der Kulturflüssigkeit				
	A	*B*	*C*	*D*	*E*
Gesammt-N	271,58	283,02	284,02	7,96[2])	2,98[2])
Ammoniak-N	197,72	211,40	212,89	3,98	1,49

1) 0,5 g Asparagin enthält 0,094 g N; 2 g Pepton 0,292 g N.

2) Der Umstand, dass bei der Analyse der Kulturflüssigkeiten *D* und *E* neben NH_3 auch die Anwesenheit anderer stickstoffhaltiger Substanzen, welche beim Kochen mit MgO keinen N in der Gestalt von NH_3 abspalten, entdeckt wurde, deutet nicht

Ebenso wie bei den Versuchen mit Asparagin wurde auch hier der Leucin- und Tyrosin-N in der Gestalt von Ammoniak abgespalten. Die Anhäufung grösserer Mengen von Ammoniak in denjenigen Kulturen, wo ausser Pepton auch Leucin und Tyrosin zugegen waren, zeigte, dass die Umwandlung dieser Aminosäuren unter Bildung von Ammoniak auch in Gegenwart von Pepton stattfindet.

Die früher auf Grund der Versuche mit den vom Mycel getrennten Kulturflüssigkeiten gemachte Schlussfolgerung, dass bei der Entwicklung von *Aspergillus* auf Pepton Aminosäuren als Zwischenproducte erzeugt werden, findet in den erhaltenen Resultaten eine neue Bestätigung.

Von dem Gedanken ausgehend, dass man den geringen Gehalt an Aminosäuren in den *Aspergillus*-Kulturen auf Pepton wohl durch die schnelle Umwandlung derselben unter Bildung von Ammoniak erklären könnte, versuchte ich, indem ich einige Veränderungen in die gewöhnlichen Kulturbedingungen hineinbrachte, diesen Umwandlungsprocess zu verzögern, um auf solchem Wege eine grössere Anhäufung der ursprünglichen Peptonverwandlungsproducte zu erzielen und dieselben eingehender untersuchen zu können. Da die Bildung von Ammoniak als mit dem Oxydationsprocess in Zusammenhang stehend anerkannt wird, so lag es am nächsten, zu versuchen, durch erschwerten Luftzutritt zu der *Aspergillus*-Kultur die Energie der Ammoniakbildung zu schwächen.

Umwandlung des „Peptons" in Kulturen von *Aspergillus niger* bei erschwertem Luftzutritt.

Versuch 26. In vier grosse Kolben (von ungefähr 1 Liter Inhalt), welche wir mit den Lettern *A*, *B*, *C* und *D* bezeichnen

bedeckte Mycelschicht gebildet hatte, wurden zwei Kolben (*C* und *D*) mit Kautschukstöpseln verschlossen, wobei die vorhandenen Wattestöpsel nicht herausgenommen, sondern nur etwas tiefer in die Hälse der Kolben hineingepfropft wurden. Jeder Kautschukstöpsel war mit einer Glasröhre versehen, deren freies, nach unten gebogenes Ende in Quecksilber getaucht wurde. Darauf wurden sämmtliche Kulturen noch 2 Wochen lang unter denselben übrigen Bedingungen, wie früher, stehen gelassen. Nach Verlauf der angegebenen Zeit wurden die Flüssigkeiten jedes Kolbenpaares (*A* und *B*, *C* und *D*) vereinigt und abfiltrirt. Die Pilzdecken wurden auf Filtern gesammelt, ausgewaschen, zwischen Papierbogen abgepresst und im frischen Zustande gewogen:

A und *B* 13 g, *C* und *D* 5,5 g.

Beide Flüssigkeiten, mit den Waschwassern, zusammen wurden auf 600 ccm mit Wasser versetzt. Die Flüssigkeit der Kulturen *A* und *B* reagirte sauer, die Flüssigkeit der Kulturen *C* und *D* war schwach alkalisch. Sowohl die eine als auch die andere enthielt Oxalsäure, die letztere aber in bedeutend geringerer Menge als die erstere. Beide Flüssigkeiten wurden der gewöhnlichen Analyse unterworfen, wobei Folgendes gefunden wurde:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit		in % des Pepton-N	
	A u. *B*	*C* u. *D*	*A* u. *B*	*C* u. *D*
Gesammt-N	522,27	559,58	89,3	95,7
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	468,55	277,55	80,1	47,4
Ammoniak-N	344,70	113,03	58,9	19,3
N der durch Tannin und Phosphorwolframsäure nicht fällbaren Substanzen	59,69	108,93	10,2	18,6
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen mit Ausnahme von NH_3	123,85	164,52	21,2	28,1

Stellen wir nun die bei der Analyse der beiden Flüssigkeiten erhaltenen Zahlen zusammen, so sehen wir bei Luftabschluss Veränderungen in dem Verhältnisse der Peptonumwandlungsproducte zu einander, und zwar nach der Richtung, in welcher man auch dieselben auf Grund der obigen Betrachtungen erwarten konnte. Bei erschwertem Luftzutritt, wo die Entwicklung des Pilzes gehemmt

und später ganz aufgehoben wird, verzögert sich auch die Peptonumwandlung. Zugleich ändert sich auch das Mengenverhältniss der Zerspaltungsproducte: der Ammoniakstickstoff, welcher bei freiem Luftzutritt die Hauptmasse des Stiffstoffs der Peptonumwandlungsproducte bildete, beträgt in den Kulturen *C* und *D* weit weniger als die Hälfte des Stickstoffs der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen. Das Quantum der übrigen Producte, ausser Ammoniak, ist nicht nur relativ, sondern auch absolut gestiegen.

Zur qualitativen Untersuchung verwendete ich 350 ccm Flüssigkeit der Kulturen *C* und *D*, welche von der quantitativen Analyse übrig geblieben war. Nach Fällung mit Tannin und Bleizucker und Entfernung des Bleies durch Schwefelwasserstoff wurde das Filtrat vom Schwefelblei im Wasserbade bis auf ein kleines Volumen eingedunstet. Beim Stehen der so concentrirten Flüssigkeit schied sich an der Oberfläche bald eine Kruste aus, die derjenigen ähnlich war, welche von Amidosäuren bei ihrer Ausscheidung aus Lösungen gewöhnlich gebildet wird. Nach einigen Tagen wurde die Flüssigkeit sammt den Ausscheidungen auf ein Zeugfilter gebracht, die Mutterlauge wurde abgesogen, die auf dem Filter zurückgebliebene Substanz mit Weingeist ausgewaschen und im Exsiccator getrocknet. Das Gewicht der so erhaltenen Substanz betrug 0,6 g. Bei Behandlung mit heissem Weingeist unter Zusatz von Ammoniak ging der grösste Teil derselben in Lösung. Der nach dieser Behandlung ungelöste Rückstand war in reinem Wasser unlöslich, löste sich aber nach Zusatz von Ammoniak leicht auf. Beim Stehen über Schwefelsäure schied sich aus der ammoniakalischen Lösung eine weisse Substanz in der Gestalt von seidenartigen, nadelförmigen Krystallen aus, welche den Krystallen des Tyrosins ähnlich waren und die für dieses charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's gaben. Die Stickstoffbestimmung in der durch Umkrystallisation aus Ammoniakflüssigkeit gereinigten Substanz ergab eine Zahl, welche dem Stickstoffgehalte im Tyrosin nahe stand.

0,0212 g der Substanz enthielten 0,001617 g N.

N-Gehalt

im Tyrosin 7,73 %, in der erhaltenen Substanz 7,63 %.

Nachdem das Ammoniak beim Stehen über Schwefelsäure aus der alkoholischen Lösung entfernt war, schied sich aus derselben eine weisse Substanz ab, aus welcher durch wiederholte Umkrystallisation aus ammoniakhaltigem Weingeist ein Präparat er-

halten wurde, welches das Aussehen und die Reaktionen des Leucins besass. Er bestand aus weissen, glänzenden Blättchen; beim Erhitzen im Röhrchen verflüchtigte es sich ohne Rückstand, indem es auf den Wandungen ein weisses, wolliges Sublimat bildete und Amylamingeruch entwickelte. Nach Zusatzt von Kupferacetat zu einer heissen wässrigen Lösung desselben entstand eine für Leucin charakteristische, schwer lösliche krystallinische Kupferverbindung. Ferner war die erhaltene Substanz in gesättigter wässeriger Leucinlösung (Grübler's Präparat) unlöslich, löste sich aber leicht in einer gleichen Menge Wasser auf.

Es gelang also, ungeachtet der kleinen Menge der zur Untersuchung genommenen Flüssigkeit, mit Leichtigkeit, aus derselben Tyrosin und Leucin abzuscheiden. Wie aus den oben beschriebenen Versuchen ersichtlich ist, konnte man bei den Kulturen mit freiem Luftzutritt in viel grösseren Flüssigkeitsmengen nur mit Mühe die Anwesenheit geringer Quantitäten Tyrosin constatiren. Die Resultate sowohl der qualitativen, als auch der quantitativen Untersuchung führen uns demnach zu der Ueberzeugung, dass erschwerter Luftzutrittt zur Kultur von *Aspergillus niger* auf Pepton die Anhäufung von Amidosäuren in derselben hervorruft.

Es wurde im Vorhergehenden darauf hingewiesen, dass *Penicillium glaucum* und die untersuchten *Mucor*-Arten, im Gegensatz zu *Aspergillus niger*, bei ihrer Entwicklung auf Pepton im Ueberflusse Amidosäuren, aber verhältnissmässig geringe Mengen Ammoniak produciren. Neben diesem Unterschiede lenkt auch folgende Eigenthümlichkeit der *Aspergillus*-Kulturen die Aufmerksamkeit auf sich, nämlich, dass die Kulturflüssigkeit während der ganzen Dauer der Kulturen, wie sie in meinen Versuchen gewöhnlich war, die saure Reaktion behielt, während dieselbe in den Kulturen von *Penicillium* und der *Mucor*-Arten sehr bald alkalisch wurde, in Folge der Anwesenheit von ungebundenem Ammoniak oder Ammoniumcarbonat. Die Beständigkeit der sauren Reaktion in den Kulturen von *Aspergillus* wurde durch die Fähigkeit dieses Pilzes zur energischen Bildung von Oxalsäure bedingt, die stets im Ueberfluss in den Kulturen desselben auf Pepton vorhanden war. Was *Penicillium* und die *Mucor*-Arten anbetrifft, so enthielten die Kulturen des ersteren verhältnissmässig geringe Mengen Oxalsäure, in den Kulturen der letzteren aber fand man sie entweder gar nicht, oder man konnte nur Spuren derselben entdecken.

Stellt man die soeben erwähnten Eigenthümlichkeiten des *Aspergillus niger* mit denen der Peptonumwandlung, welche durch diesen Pilz hervorgerufen wird, zusammen, so taucht die Frage auf, ob diese Eigenthümlichkeiten nicht in gegenseitigem Zusammenhange stehen, namentlich, ob die ununterbrochene Bildung von Oxalsäure nicht eine der Bedingungen der schnellen Umwandlung des Peptonstickstoffs in Ammoniak ist. Falls man einen solchen Zusammenhang zuliess, so konnte man natürlich in demselben die Grundlage zu einer neuen Methode, den Ammoniakbildungsprocess einzuschränken, suchen. Wenn dieser Prozess unter Mitwirkung von Oxalsäure vor sich geht, so musste er durch die Einschränkung und Beseitigung der Einwirkung derselben gehemmt werden. Die Beseitigung der Oxalsäure bot keine Schwierigkeiten dar, da sie eine unlösliche Verbindung mit Kalk giebt. Diese ihre Eigenschaft benutzte ich denn auch bei der Ausführung des Versuchs, dessen Beschreibung ich hier folgen lasse.

Umwandlung des „Peptons" durch *Aspergillus niger* in Anwesenheit von Calciumcarbonat.

Versuch 27. Es wurden zwei Kulturen (A und B) angestellt; für jede wurden 50 ccm Nährlösung mit 4 % Pepton, 0,2 % Zucker und 0,2 % Salze genommen. In die eine der Flüssigkeiten (B) wurden 2 g kohlensauren Kalks in der Form eines feinen Pulvers hineingebracht[1]). Dauer der Kulturen 11 Tage. In der Kultur B, mit $CaCO_3$, entwickelte sich der Pilz bedeutend langsamer als in der Kultur A. Das Gewicht des trockenen Mycels betrug:

A 0,458 g, B 0,34 g[2]).

Die Flüssigkeit der Kultur B war etwas dunkler gefärbt als die der Kultur A und reagirte alkalisch. Die Flüssigkeit A enthielt

---

1) Das bei diesem und den nächstfolgenden Versuchen benutzte Calciumcarbonat wurde von mir durch Fällung mit Soda aus einer Chlorcalciumlösung zubereitet. Der erhaltene Niederschlag wurde zuerst durch Decantation, dann auf einem Filter mit heissem Wasser ausgewaschen, bis in den Waschwassern die Reaction auf HCl verschwand; darauf wurde er zwischen Papierbogen abgepresst, getrocknet und im Mörser zerrieben. Das so erhaltene Pulver wurde zu der Kulturlösung hinzugesetzt.

2) Diese Zahl ist mit der für das Mycel der Kultur A ermittelten nicht recht vergleichbar. Sie muss als etwas zu hoch gelten, weil der Pilz der Kultur B starke Ablagerungen oxalsauren Kalks enthielt.

viel Oxalsäure, in der Flüssigkeit *B* konnte man dieselbe nicht entdecken, aber in dem Niederschlag war neben $CaCO_3$ oxalsaurer Kalk im Ueberfluss vorhanden; Ablagerungen des letzteren enthielt auch der Pilz dieser Kultur.

Die Analyse der abfiltrirten Flüssigkeiten ergab folgende Resultate:

	in mg auf 50 ccm der Kulturflüssigkeit		in % des Pepton-N[1])	
	A	*B*	*A*	*B*
Gesammt-N	251,19	267,97	86,0	91,8
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	220,18	98,15	75,4	33,6
Ammoniak-N	206,18	45,43	70,6	18,3
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3	14,00	52,72	4,8	15,3

Die Entfernung der Oxalsäure aus dem Bereiche der gegenseitigen Einwirkung der in der Kulturflüssigkeit enthaltenen Substanzen rief eine starke Verzögerung des Ammoniakbildungsprocesses und eine gleichzeitige Anhäufung anderer Peptonumwandlungsproducte hervor. Die Menge der letzteren war in der Kultur *B* nicht nur verhältnissmässig, sondern auch absolut bedeutend grösser als in Kultur *A* (sie war dort fast um das Vierfache gestiegen).

Um eine qualitative Untersuchung dieser Producte auf die Anwesenheit von Amidosäuren zu unternehmen, wurden neue Kulturen mit grösseren Flüssigkeitsmengen angestellt.

Versuch 28. Angestellt wurden zwei Kulturen mit je 250 ccm Nährlösung derselben Zusammensetzung, wie im vorhergehenden Versuche, und je 10 g pulverisirtem Calciumcarbonat. Dauer der Kulturen 19 Tage. Das Mycel war schwach entwickelt und enthielt im Ueberflusse Ablagerungen von oxalsaurem Kalk. Trockengewicht der beiden Decken zusammen 3 g.

Die abfiltrirte Flüssigkeit hatte eine braune Färbung und reagirte alkalisch. Nach der üblichen Fällung mit Tannin und Bleizucker und nach dem Entfernen des Bleies durch Schwefelwasserstoff wurde das Filtrat vom Schwefelblei eingedunstet. An der Oberfläche der durch das Eindunsten concentrirten Flüssigkeit erschienen krystallinische, Tyrosin-ähnliche Ausscheidungen. Nach

---

1) 2 g Pepton enthielten 0,292 g N.

einiger Zeit wurden diese Ausscheidungen auf einem Zeugfilter von der Mutterlauge getrennt, mit Wasser und Weingeist ausgewaschen, im Exsiccator getrocknet und abgewogen. Das Gewicht des erhaltenen Präparates betrug 0,35 g. Die Substanz löste sich nicht in Wasser, ging aber nach Zusatz von Ammoniak leicht in Lösung. Beim Stehen der ammoniakalischen Lösung über Schwefelsäure schieden sich weisse, seidenartige, nadelförmige Krystalle aus, welche das Aussehen des Tyrosins hatten und die für dasselbe charakteristischen Reactionen Hoffmann's und Piria's gaben.

Die vom Tyrosin abfiltrirte Mutterlauge wurde noch weiter eingedunstet. Beim Verdicken der Flüssigkeit bemerkte man an der Oberfläche derselben leucinähnliche Anflüge. Darauf wurde das Eindunsten unterbrochen und die Flüssigkeit stehen gelassen. Nach einigem Stehen wurde die Flüssigkeit sammt den Ausscheidungen auf ein Zeugfilter gebracht, die Mutterlauge wurde abgesogen, die auf dem Filter zurückgebliebene Substanz mit Weingeist ausgewaschen und getrocknet. Ihr Gewicht betrug ca. 1,5 g. Dieses Präparat wurde mit heissem Weingeist unter Zusatz von Ammoniak behandelt. Aus der abfiltrirten Lösung schied sich beim Stehen über Schwefelsäure eine weisse Substanz ab, welche noch mehrere Male aus ammoniakhaltigem Weingeist umkrystallisirt wurde. Auf solchem Wege wurde ein krystallinisches Product erhalten, welches aus weissen, glänzenden Blättchen bestand, nach Leucin aussah und seine Reactionen gab. Beim Erhitzen im Röhrchen verflüchtigte es sich ohne Rückstand, auf den Wandungen ein weisses, wolliges Sublimat hinterlassend und Amylamingeruch entwickelnd. Aus einer heissen wässrigen Lösung dieser Substanz schied sich nach Zusatz von Kupferacetat eine für Leucin charakteristische, schwer lösliche, krystallinische Kupferverbindung ab.

Die dargelegten Versuche haben gezeigt, dass die Beseitigung der Oxalsäure, welche von *Aspergillus* producirt wird, aus den Kulturflüssigkeiten, durch Ueberführung derselben in unlöslichen Zustand, eine solche Anhäufung von Amidosäuren hervorruft, wie sie unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen dieses Pilzes nicht vorkommt. Nach Zusatz von Calciumcarbonat zu der Kultur erleidet der Peptonumwandlungsprocess Veränderungen, die ihn dem analogen Processe bei *Penicillium* und den *Mucor*-Arten nähern.

Jetzt wende ich mich zu den Versuchen mit *Penicillium glaucum* und *Mucor racemosus*, zu denen das bei den soeben beschriebenen Versuchen mit *Aspergillus* erhaltene Resultat den Ausgangspunkt bildete. Durch die angegebene Abänderung der Kulturbedingungen dieses Pilzes gelang es mir, die Peptonumwandlung dem Typus zu nähern, welcher unter den gewöhnlichen Verhältnissen in den Kulturen von *Penicillium* und der *Mucor*-Arten beobachtet wurde. Bei den weiteren Experimenten mit den letzteren suchte ich, durch entsprechende Veränderung der Bedingungen, das Gegentheil zu erreichen. Bei den letztbeschriebenen Versuchen mit *Aspergillus niger* bei Anwesenheit von $CaCO_3$ wurde die von ihm gebildete Oxalsäure durch den Kalk beständig gebunden, und die Flüssigkeit bewahrte, in Folge der Gegenwart von Ammoniak oder Ammoniakcarbonat, die alkalische Reaction. In den Versuchen mit *Penicillium glaucum* und *Mucor racemosus*, deren Beschreibung unten folgt, wurde die Reaction, die unter den gewöhnlichen Bedingungen alkalisch ist, durch allmähliches Hinzugeben von Säure fortwährend sauer erhalten. Ich benutzte in diesem Falle Phosphorsäure; Oxalsäure war deshalb nicht ganz dazu geeignet, weil ein Theil derselben im Oxydationsprocess beständig verbraucht worden wäre. Der Versuch selbst wurde in folgender Weise angestellt.

In ein Proberöhrchen wurden 20—25 ccm 10—15 proc. Phosphorsäure gegossen; das untere Ende des Röhrchens wurde in einer Korkplatte, die horizontal am Halse eines für die Kultur bestimmten Erlenmeyer'schen Kolbens angebracht war, befestigt. Dann verstopfte man das Röhrchen mit einem Wattestopfen, durch den eine Glasröhre ging, deren unteres Ende bis auf den Boden des Röhrchens reichte. Der äussere Teil der Glasröhre war knieförmig gebogen und das über dem Halse des Kolbens senkrecht herabablaufende Ende wurde mittelst einer Kautschukröhre mit einer anderen Glasröhre, die ebenfalls senkrecht durch den den Kolben verschliessenden Wattestopfen gezogen war, verbunden. Das untere Ende dieser Röhre war in die Flüssigkeit des Kolbens getaucht. Auf solche Weise bildeten die beiden mit Kautschuk verbundenen Glasröhren einen Heber, der die Flüssigkeit des Proberöhrchens mit derjenigen des Kolbens in Verbindung setzte. Ein an der Kautschukröhre angebrachter Quetschhahn erlaubte in beliebigem Augenblicke eine bestimmte Menge der Säure aus dem Röhrchen in den Kolben zu bringen. Indem man von Zeit zu Zeit etwas Säure zu der Flüssigkeit des Kolbens hinzugab, wurde die Reaction

derselben während der ganzen Kulturdauer schwach sauer erhalten. Um die Veränderung der Reaction in der Kulturflüssigkeit überwachen zu können, wurde zu derselben Lackmuslösung als Indicator zugesetzt.

Peptonumwandlung in Kulturen von *Penicillium glaucum* und *Mucor racemosus* bei Bewahrung der sauren Reaction durch Zusatz von Phosphorsäure.

Versuch 29. *Penicillium glaucum.* Angestellt wurden zwei Parallelkulturen: die eine (*A*) unter den gewöhnlichen Bedingungen, die andere (*B*) unter Erhaltung der sauren Reaction durch Hinzugeben von Phosphorsäure. Für jede Kultur wurden 50 ccm Nährlösung, mit 4 % Pepton, 0,2 % Zucker und 0,2 % Salze genommen. Dauer der Kulturen 18 Tage. Die ausgetrockneten Mycele hatten folgendes Gewicht:

A 0,15 g, *B* 0,22 g.

Die Analyse der von den Mycelen abfiltrirten Flüssigkeiten ergab:

	in mg auf 50 ccm der Kulturflüssigkeit		in % des Pepton-N[1]	
	A	*B*	*A*	*B*
Gesammt-N	273,57	271,08	93,7	92,8
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	79,58	72,95	27,3	25,0
Ammoniak-N	32,83	52,39	11,2	18,0
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, ausser NH_3	46,75	20,56	16,1	7,0

Versuch 30. *Mucor racemosus.* Angestellt wurden drei Kulturen; jede mit 100 ccm Nährlösung, die 4 % Pepton[2]), 0,2 % Zucker und 0,2 % Salze enthielt. Temperatur + 23°. Während der ersten 10 Tage verblieben alle Kulturen unter den gleichen Bedingungen. Nach Verlauf dieser Zeit wurde die eine (*A*) zur Analyse genommen, von den beiden anderen wurde Kultur *B* ohne Veränderungen gelassen, Kultur *C* dagegen wurde mit Phosphorsäure bis zur deutlich sauren Reaction versetzt, die dann auch

1) 2 g Pepton enthalten 0,292 g N.

2) Für diesen Versuch wurde dasselbe Peptonpräparat, das im Versuche 21 (siehe Anm. zu letzterem) verwendet wurde, genommen. 4 g dieses Peptons enthielten 0,594 g N.

während der ganzen übrigen Dauer des Versuchs durch allmähliches Hinzugeben der Säure aufrecht erhalten wurde. Nach 35 Tagen (vom Anfange des Versuchs gerechnet) wurden auch die beiden letzteren Kulturen (*B* und *C*) einer Analyse unterworfen. Das Gewicht der ausgetrockneten Mycele betrug:

A 0,18 g, *B* 0,21 g, *C* 0,75 g.

Die Analyse der abfiltrirten Flüssigkeiten ergab folgende Resultate:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit			in % des Pepton-N		
	A	*B*	*C*	*A*	*B*	*C*
Gesammt-N	584,47	585,04	547,55	98,4	98,5	92,2
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen .	187,44	454,40	449,86	31,6	76,5	75,7
Ammoniak-N	51,12	96,56	270,37	8,6	16,3	45,5
N im Phosphorwolframsäure-Niederschlag . .	—	215,84	—	—	36,3	—
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanz, mit Ausnahme von NH_3 .	136,32	357,84	179,49	23,0	60,2	30,2

Sowohl in diesem, als auch in dem zuletzt angeführten Versuche (29) ändert der Peptonumwandlungsprocess, zugleich mit der Einführung von Phosphorsäure und mit der Umwandlung der alkalischen Reaction in die saure, schroff seinen Charakter und nimmt eine den *Aspergillus niger* kennzeichnende Richtung an. Wie in den Kulturen des letzteren, nimmt das Ammoniak unter den Spaltungsproducten eine quantitativ prävalirende Stellung ein, während der Stickstoffgehalt der übrigen Producte, die unter den gewöhnlichen Bedingungen in den Kulturen von *Penicillium* und *Mucor* im Ueberflusse vertreten sind, in denjenigen Kulturen, zu welchen Phosphorsäure hinzugesetzt wurde, eine verhältnissmässig geringe Grösse bildet[1]). Ausserdem äussert sich der Einfluss der Säure auch in der Entwicklung der Pilze, die (besonders *Mucor*) in den Kulturen mit Phosphorsäure eine viel beträchtlichere Masse, als in den Kulturen ohne Säure, bildeten.

1) Analoge Veränderungen erleidet der Umwandlungsprocess der stickstoffhaltigen Substanzen bei Reactionswechsel auch im thierischen Organismus. Vergl. S. Lang, Ueber die Stickstoffausscheidung nach Leberexstirpation. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXXII, 1901, p. 320.

Einfluss des Zuckers und einiger anderer Substanzen auf die Umwandlung des Peptons durch Schimmelpilze.

Bei den bisherigen Versuchen war das Pepton die einzige Stickstoff- und auch Kohlenstoffbezugsquelle für die Kulturen. Dasselbe bildete auch die Quelle der für den sich entwickelnden Pilz unentbehrlichen Energie. In den weiteren Versuchen sollten einige von den Veränderungen verfolgt werden, die der Process der Peptonumwandlung durch Schimmelpilze in Folge der Anwesenheit von Zucker und einigen anderen Triärverbindungen in der Nährlösung erleidet. Die grösste Aufmerksamkeit war dabei auf die Frage nach der Ammoniakbildung gerichtet.

Versuche mit *Aspergillus niger*.

a) Einfluss des Zuckers.

Versuch 31. Angestellt wurden drei Kulturen, jede mit 50 ccm Nährlösung folgender Zusammensetzung:

A	Zucker . . .	—	Pepton 4%, Salze 0,2%.
B	„ . . .	0,2%	
C	„ . . .	6,0 „	

Dauer der Kulturen 7 Tage. In den Kulturen *A* und *B* war die Pilzdecke verhältnissmässig schwach entwickelt und dicht mit Sporen bedeckt, in Kultur *C* war das Mycel bedeutend stärker entwickelt und die Sporenbildung war nur stellenweise zu sehen. Gewicht der ausgetrockneten Decken:

A 0,45 g, *B* 0,64 g, *C* 1,98 g.

Keine der von den Decken abfiltrirten Flüssigkeiten besass die Fähigkeit, die Fehling'sche Lösung zu reduciren. Folglich war auch in Kultur *C* der ganze in ihr enthaltene Zucker vom Pilze verbraucht worden. Bei der Analyse der Flüssigkeiten wurde gefunden:

	in mg auf 50 ccm d. Kulturflgk.			in % des Pepton-N		
	A	*B*	*C*	*A*	*B*	*C*
Gesammt-N	254,66	234,77	133,30	87,2	80,4	45,7
N d. durch Tannin nicht fällbaren Substanzen .	187,03	192,33	99,48	64,1	65,9	34,1
Ammoniak-N	126,01	156,52	76,93	43,2	53,6	26,5
N d. durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3 .	61,02	35,81	22,55	20,9	12,3	7,8

Vergleicht man die für die Kulturen *A* und *B* erhaltenen Zahlen, so sieht man, dass in der letzteren der Ammoniakgehalt absolut etwas grösser ist, als in der ersteren. Dementsprechend finden wir aber in Kultur *B* auch eine grössere Pilzmasse, und wenn man die Ammoniakmenge auf eine Gewichtseinheit des trockenen Mycels zurückführt, so erhält man für Kultur *A* eine etwas grössere Zahl, als für *B*; auf 1 g des trockenen Mycels kommt Ammoniakstickstoff

in *A* 281 mg, in *B* 244 mg.

In Kultur *C* hat der Pilz mehr als die Hälfte des mit dem Pepton in die Nährlösung hineingebrachten Stickstoffs sich angeeignet, Zucker wurde dagegen bei der Analyse in der Flüssigkeit gar nicht vorgefunden. Deshalb konnte man sich auf Grund der in diesem Falle erhaltenen Resultate keine Vorstellung über den Einfluss von Zucker auf die Peptonumwandlung machen. Obgleich in dieser Kultur eine ziemlich bedeutende Menge Ammoniak gefunden wurde, blieb doch die Frage ungelöst, ob die Bildung desselben in der Flüssigkeit in Gegenwart des Zuckers, oder erst nach dem Consumiren des letzteren durch den Pilz, stattgefunden hatte. Bei dem folgenden Versuche wurde eine grössere Menge Nährlösung mit einem höheren Zuckergehalte genommen.

Versuch 32. Es wurden 100 ccm Nährlösung mit 4% Pepton, 10% Zucker und 0,2% Salze genommen. Dauer der Kultur 5 Tage. Um diese Zeit war das Mycel schon stark entwickelt, die Sporenbildung hatte noch nicht angefangen. Trockengewicht der Decke 2,43 g.

Die vom Mycel abfiltrirte Flüssigkeit reducirte stark die Fehling'sche Lösung, reagirte sauer und enthielt kleine Mengen Oxalsäure. Die Analyse ergab Folgendes:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
Gesammt-N	461,59	77,6
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	126,01	21,2
Ammoniak-N	5,97	1,0
N der durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3	120,04	20,2

Die bei der Ammoniakbestimmung ermittelte Zahl ist so gering, dass man nach derselben auf die wirkliche Anwesenheit von

Ammoniak in der Flüssigkeit mit Sicherheit nicht schliessen kann. Eine Ammoniakbestimmung in der zu den Kulturen verwendeten, ursprünglichen Peptonlösung ergab eine Grösse, die derjenigen, welche bei diesem Versuche gefunden worden war, nahe stand. Was die anderen durch Tannin nicht fällbaren Substanzen betrifft, so entdeckt man in dieser Kultur, im Vergleich zu dem „Pepton“, eine merkliche Zunahme derselben.

Versuch 33. Für die Kultur wurden 50 ccm Flüssigkeit genommen, die 4% Pepton, 15% Zucker und 0,2% Salze enthielt. Dauer der Kultur 5 Tage. Die Sporenbildung hatte nicht angefangen. Trockengewicht der Decke 4,05 g. Die Kulturflüssigkeit reducirte die Fehling'sche Lösung, hatte die saure Reaction und enthielt Oxalsäure. Die Analyse ergab:

	in mg auf 50 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
Gesammt-N	105,95	36,3
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	37,80	12,9
Ammoniak-N	3,98	1,4
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3	33,82	11,5

In Betreff des Ammoniaks stimmt das Resultat mit demjenigen des vorangehenden Versuchs überein.

Versuch 34. Die Kultur wurde mit 100 ccm Flüssigkeit, die 4% Pepton, 15% Zucker und 0,2% Salze enthielt, angestellt. Dauer der Kultur 7 Tage. Die Sporenbildung hatte nicht angefangen. Trockengewicht der Decke 4,01 g. Die Kulturflüssigkeit reducirte stark die Fehling'sche Lösung, reagirte sauer und enthielt Spuren von Oxalsäure. Resultat der Analyse:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigk.	in % des Pepton-N
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	91,52	15,6
Ammoniak-N	1,99	0,3

Aus den angeführten Ergebnissen ist ersichtlich, dass, so lange in den Kulturen von *Aspergillus niger* auf Pepton mit Zucker der letztere unverbraucht bleibt, das Ammoniak nur in unbeträchtlicher Menge oder vielleicht auch gar nicht vorhanden ist. Wie die früher beschriebenen Versuche zeigen, findet man in den Kulturen des-

selben Pilzes auf Pepton in Abwesenheit von Zucker grosse Quantitäten Ammoniak. Der Einfluss des Zuckers kann in diesem Falle auf zweierlei Weise erklärt werden. Erstens kann man annehmen, dass derselbe das Pepton vor dem Zerspaltenwerden bis auf Ammoniak unmittelbar schützt, indem er die Bildung des letzteren gänzlich aufhebt. Zweitens kann man auch annehmen, dass dieser Process auch in Gegenwart von Zucker vor sich geht, dass aber das entstehende Ammoniak von dem Pilze zum Aufbau seiner Bestandtheile schleunig aufgebraucht wird.

Die zweite dieser Erklärungen kann offenbar nur dann als zulässig angesehen werden, wenn bei *Aspergillus niger* die Fähigkeit nachgewiesen wird, sich in Anwesenheit von Zucker, unter gleichzeitigem Vorhandensein von Pepton in der Nährlösung, Ammoniak anzueignen. Im Folgenden führe ich einen Versuch an, dessen Resultate zeigen, dass *Aspergillus* in der That diese Fähigkeit besitzt.

Versuch 35. Angestellt wurden drei Kulturen; für jede wurden 100 cmm Nährlösung folgender Zusammensetzung genommen:

A	4 % Pepton	Zucker 15 %, Salze 0,2 %.
B	4 „ Pepton 1 „ weinsaur. NH_4	
C	1 „ weinsaur. NH_4	

Dauer der Kulturen 5 Tage. Die Sporenbildung hatte in keiner Kultur begonnen. Gewicht der ausgetrockneten Decken:

A 1,84 g, *B* 2,83 g, *C* 2,62 g.

Bei der Prüfung der abfiltrirten Flüssigkeiten mit der Fehling-schen Lösung wurden in allen Kulturen grosse Quantitäten reducirenden Zuckers entdeckt. Die Analyse gab folgendes Resultat:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit		
	A	*B*	*C*
Gesammt-N	—	557,09	24,87
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	137,28	199,95	—
Ammoniak-N	5,97	56,70	0,99
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3 . .	131,31	143,25	—

In Kultur *A*, mit Pepton, wurde Ammoniak, wie früher, in unbeträchtlicher Menge gefunden. In Kultur *C* war d[illegible]
dem weinsauren Ammon in dieselbe hineingebrachte A[illegible]

dem Pilze aufgebraucht worden[1]). Bei der Analyse der Kulturflüssigkeit *B*, die neben Pepton dieselbe Menge weinsauren Ammons, wie Kultur *C*, enthielt, wurden 56,7 mg Ammoniakstickstoff gefunden. Diese Zahl macht ca. $^1/_3$ des ganzen mit dem weinsauren Ammon in die Nährlösung gebrachten Stickstoffs (153 mg) aus. Folglich sind $^2/_3$ des Stickstoffs des letzteren (ungefähr 100 mg) von dem Pilze assimilirt worden.

Also besitzt *Aspergillus niger* die Fähigkeit, in zuckerhaltigen Flüssigkeiten auch in Gegenwart von Pepton energisch Ammoniak zu assimiliren. Nachdem diese Fähigkeit bei *Aspergillus* festgestellt ist, können wir offenbar die zweite von den oben angeführten Erklärungsweisen des Einflusses von Zucker als annehmbar gelten lassen. Vorläufig bleibt sie aber nur annehmbar. Als experimentell bestätigt könnte man sie nur dann ansehen, falls es gelingen würde, in Kulturen auf Pepton in Gegenwart von Zucker eine Anhäufung von Ammoniak hervorzurufen, nachdem die Aneignung desselben auf diese oder jene Weise erschwert worden wäre. In den weiteren Versuchen suchte ich dies zu verwirklichen.

Ich brachte in die Nährlösung freie Phosphorsäure hinein, indem ich voraussetzte, dass die letztere, das entstehende Ammoniak an sich bindend, den Verbrauch desselben einschränken muss.

Versuch 36. Angestellt wurden zwei Kulturen mit je 100 ccm Nährlösung, die 2,5 % Pepton, 10 % Zucker und 0,2 % Salze enthielt. Ausserdem wurde zu der einen Flüssigkeit (*A*) 0,5 ccm, zu der anderen (*B*) 1 ccm 25 proc. Phosphorsäurelösung zugesetzt (also Phorphorsäuregehalt in Flüssigkeit $A = 0,13\,\%$, in $B = 0,25\,\%$). Dauer der Kulturen 7 Tage. Bei der Untersuchung der abfiltrirten Flüssigkeiten wurde gefunden:

	in mg auf 100 ccm d. Kulturflüssigkeit		in % des N-Gehaltes	
	A	*B*	*A*	*A*
Ammoniak-N	2,98	2,98	0,8	0,8
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	—	43,77	—	12,0

1) Der bei der Bestimmung des Gesammt-N nach Kjeldahl in der Kulturflüssigkeit *C* gefundene Stickstoff gehörte, wie aus den Resultaten der Analyse zu sehen ist, nicht dem Ammoniak, sondern anderen, durch die Lebensthätigkeit des Pilzes hervorgerufenen Verbindungen an. Die Menge dieses Stickstoffs betrug 16,3 % des ganzen, in der Gestalt von weinsaurem Ammon in die Kultur hineingebrachten N (153 mg).

Man sieht aus den angeführten Zahlen, dass die in die Kulturflüssigkeit eingeführte Phosphorsäure keine merkliche Anhäufung von Ammoniak hervorgerufen hat. Um aber diesem Resultate eine entscheidende Bedeutung beizumessen, musste man erst beweisen, dass die Phosphorsäure in solcher Menge, wie sie in diesem Falle genommen wurde, in der That den Verbrauch von Ammoniak zu verzögern fähig ist.

Versuch 37. Bei diesem Versuche wurde neben Phosphorsäure auch Ammoniak in der Gestalt von weinsaurem Ammon in die Nährlösung gebracht. Für die Kultur wurden 100 ccm Flüssigkeit mit 4 % Pepton, 10 % Zucker, 0,2 % Salzen und 0,5 % weinsaurem Ammon genommen. Zu dieser Flüssigkeit wurde, ebenso wie in Kultur *B* des vorhergehenden Versuchs, 1 ccm 25 proc. Phosphorsäurelösung zugesetzt. Dauer der Kultur 7 Tage. Gewicht des ausgetrockneten Mycels 2,56 g. In der abfiltrirten Flüssigkeit wurde gefunden:

	in mg auf 100 ccm d. Kulturflüssigkeit	in % des Pepton-N
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	212,89	—
Ammoniak-N	36,31	—
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3 . .	176,58	30,2

Mit dem weinsauren Ammon wurden 76,5 mg Stickstoff in die Nährlösung gebracht. Wenn man diese Zahl mit der bei der Analyse gefundenen Ammoniakstickstoffmenge zusammenstellt, so findet man, dass der grösste Teil derselben vom Pilze consumirt wurde. Nach diesem Versuche, der mich überzeugte, dass *Aspergillus niger* in Anwesenheit von Phosphorsäure in der Menge, in welcher sie zu der Kultur im vorhergehenden Versuche zugefügt wurde, die Fähigkeit behält, sich energisch Ammoniak anzueignen, habe ich einen neuen Versuch mit bedeutend grösseren Quantitäten Phosphorsäure angestellt.

Versuch 38. Die Kultur wurde mit 100 ccm Flüssigkeit, welche 4 % Pepton, 15 % Zucker und 0,2 % Salze enthielt, angestellt. Zu dieser Flüssigkeit wurde vor der Aussaat 1 ccm 25 proc. Phosphorsäurelösung zugesetzt, und darauf im Laufe der Entwicklung des Pilzes, die 11 Tage dauerte, mittelst der oben bei den Versuchen 29 und 30 beschriebenen Vorrichtung allmählich noch 5 ccm

Phosphorsäure derselben Concentration dazugegeben. Nach Verlauf der angegebenen Zeit betrug das Gewicht des ausgetrockneten Mycels 5,24 g. Die Flüssigkeit reducirte stark die Fehling'sche Lösung; Oxalsäure wies sie gar nicht auf oder enthielt nur Spuren derselben. Die Analyse ergab folgendes Resultat:

	in mg auf 100 ccm d. Kulturflüssigkeit	in % des Pepton-N
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	133,30	22,8
Ammoniak-N	5,96	1,2
N im Phosphorwolframsäure-Niederschlag	72,62	13,4
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3 . .	126,34	21,6

Die Analyse deckte auch in diesem Falle keine merkliche Zunahme des Ammoniakgehaltes auf, obgleich fast sämmtliche zugesetzte Phosphorsäure, wie die Titrirung der abgegossenen Kulturflüssigkeit zeigte, frei geblieben war, d. h. sie war durch irgend welche andere von dem Pilze erzeugte Producte (ausser NH_3) nicht neutralisirt worden. Zum Titriren wurden von der auf 200 ccm verdünnten Flüssigkeit 25 ccm genommen. Beim Titriren dieses Volums, mit Trimethylorange als Indicator, wurden 12,9 ccm der Ammoniaklösung, welche bei den quantitativen Stickstoffbestimmungen verwendet wurde, verbraucht[1]). Ein gleiches Volum Phosphorsäurelösung, welche dieselbe Menge der Säure, wie die Kulturflüssigkeit, enthielt, erforderte beim Titriren 13,2 ccm Ammoniaklösung.

Durch das in dem soeben dargelegten Versuche erhaltene Resultat wird die Frage nach der Ammoniakbildung in Gegenwart von Zucker noch nicht im negativen Sinnegelöst, weil möglich bleibt, dass auch in diesem Falle diejenige Concentrationsstufe der Säure, bei welcher die Verzögerung der Ammoniakaneignung eine Ansammlung desselben in der Flüssigkeit hervorrufen könnte, noch nicht erreicht war. Die endgiltige Lösung dieser Frage fordert noch weitere in dieser Richtung auszuführende Versuche.

Bei welch' bedeutenden Concentrationen von Säuren der *Aspergillus niger* noch die Fähigkeit behält, Ammoniak zu assimiliren, sieht man aus den Ergebnissen, welche ich bei der Untersuchung von Kulturen dieses Pilzes auf Ammonsalzen einiger Mineralsäuren, namentlich auf dem Sulfat, Chlorid und Nitrat desselben, erhielt.

1) Siehe den analytischen Anhang.

Versuch 39. Die aufgezählten Salze wurden für die Kulturen in solchen Quantitäten genommen, dass der Ammoniakgehalt in allen Nährlösungen der gleiche war. Es wurden zwei Parallelkulturen mit demselben Ammoniakgehalte in Gestalt von weinsaurem und oxalsaurem Ammon angestellt. Für jede Kultur wurden 100 ccm Flüssigkeit genommen, die folgende Zusammensetzung hatte:

A	$(NH_4)_2SO_4$	1,00 g	Zucker 10 %
B	NH_4Cl	0,81 „	Salze 0,2 %
C	NH_4NO_3	1,21 „	
D	$(NH_4)_2C_4H_2O_6$ . .	1,39 „	
E	$(NH_4)_2C_2O_4 \cdot H_2O$.	1,21 „	

In den zwei letzten Kulturen entwickelte sich der Pilz viel schneller als in den übrigen. Nach 12 Tagen wurden alle Kulturen zur Analyse genommen. Um diese Zeit waren die Mycele der Kulturen *D* und *E* mit Sporen bedeckt, in den übrigen hatte die Sporenbildung noch nicht begonnen. Die ausgetrockneten Mycele hatten folgendes Gewicht:

A 2,93 g, *B* 2,14 g, *C* 1,84 g, *D* 1,95 g, *E* 2,14 g.

Die Flüssigkeiten der Kulturen *D* und *E* hatten eine schwach saure Reaction, und in denselben wurde kein Zucker und kein Ammoniak gefunden. Die Reaction der andern Kulturflüssigkeiten war stark sauer, aber im Gegensatz zu den Kulturen *D* und *E* enthielten sie keine Oxalsäure[1]). Sie reducirten stark die Fehling'sche Lösung und wiesen Ammoniak auf, dessen Mengen unten angegeben werden. Das geringe Mycelgewicht der Kulturen *D* und *E*, im Vergleich mit *A*, erklärt sich offenbar dadurch, dass die Pilze, nach dem Verbrauche des Zuckers, in Folge regressiver Metamorphose, einen Teil der während der vorhergehenden Periode angesammelten Substanzen eingebüsst hatten[2]).

Bei der Bestimmung des in den Kulturflüssigkeiten *A*, *B* und *C* zurückgebliebenen Ammoniaks wurde gefunden:

		in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit	in % des N-Gehaltes der Salze[3])
Ammoniak-N	*A*	15,42	7,3
	B	69,64	32,9
	C	81,08	38,3

1) Vergl. C. Wehmer, Entstehung und physiol. Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Botan. Zeitung 1891, No. 22.

3) Vergl. G. Malfitano, l c., p. 71.

4) Jedes für die Kultur genommene Ammoniaksalz enthielt 212 mgr N.

Wenden wir uns nun zu den Zahlen, welche bei der Bestimmung des Mycelgewichtes und der Menge des in der Flüssigkeit zurückgebliebenen Ammoniaks erhalten wurden, so sehen wir, dass die Energie der Pilzentwicklung und die Mengen des aufgebrauchten Ammoniaks im umgekehrten Verhältnisse zu der Avidität oder Affinität der Säure, in deren Verbindung Ammoniak dem Pilze dargeboten wurde, stehen. In der unten folgenden Tabelle stelle ich die das Mycelgewicht und die Menge des aufgebrauchten Ammoniaks ausdrückenden Zahlen mit den von W. Ostwald für die relative Affinität der Schwefel-, Salz- und Salpetersäure zu Ammoniak aufgestellten Werthen zusammen, wobei die Affinität der Salpetersäure = 100 angenommen ist.

	Mycelgewicht	N des aufgebrauchten Ammoniaks	relative Affinität zu Ammoniak	
A	2,93 g	196,6 mg	H_2SO_4	53
B	2,14 „	142,4 „	HCl	96
C	1,84 „	130,9 „	HNO_3	100

Bei der Absorption des Ammoniak aus dem Ammoniumsulfat und Chlorammonium werden offenbar in den Flüssigkeiten Säuren freigemacht, die unverbraucht bleiben. Obgleich die Salpetersäure von dem Pilze absorbirt wird, beobachtet man doch dieselbe Erscheinung auch in den Kulturen mit Ammoniumnitrat, weil die Absorption des Ammoniaks viel schneller als die der Salpetersäure vor sich geht[1]) (s. den folgenden Versuch). Ich führe hier Zahlen an, welche die Acidität der Kulturflüssigkeiten *A*, *B* und *C* charakterisiren. Von diesen Flüssigkeiten, die zuvor auf 200 ccm verdünnt wurden, nahm ich Proben je zu 25 ccm und titrirte dieselben, mit Trimethylorange als Indicator, mit einer Ammoniaklösung, welche zur quantitativen Stickstoffbestimmung angewendet wurde. Beim Titriren wurden folgende Mengen der Ammoniaklösung verbraucht:

A 8,3 ccm, *B* 5,7 ccm, *C* 5,0 ccm.

Je höher die Affinität der Säure des zur Kultur zugesetzten Salzes zu Ammoniak ist, desto weniger Hydroxyle der Säure vermag der Pilz bei der Absorption des Ammoniaks freizumachen,

1) Darüber, dass *Aspergillus niger* das Ammoniak bedeutend schneller als die Salpetersäure absorbirt, finden wir Angaben auch in der oben citirten Arbeit von Malfitano. „L'azote ammoniacal", sagt er, „(disparaît) rapidement; l'azote nitrique, que nous avons estimé par l'intensité de la coloration avec la diphenylamine, beaucoup plus lentement". G. Malfitano, l. c., p. 66.

d. h., desto näher liegt die Grenze der Ammoniakaneignung. Die angeführten Ergebnisse geben jedoch keinen Stützpunkt zur Lösung der Frage, ob diese Grenze in den von mir untersuchten Kulturen erreicht war; soviel man aber nach dem äusserlichen Aussehen der Mycele während der letzten Tage des Versuchs, wo sie keinen merklichen Zuwachs aufwiesen, annehmen konnte, befanden sich die Kulturen dieser Grenze ziemlich nahe.

Versuch 40. Die folgenden Resultate, welche ich bei der Untersuchung einer Kultur von *Aspergillus niger* auf Ammoniumnitrat erhielt, zeigen, dass bei der Entwicklung des Pilzes auf diesem Salze in der Flüssigkeit sich in der That freie Salpetersäure ansammelt. Für die Kultur wurden 100 ccm Nährlösung mit 10 % Zucker, 0,2 % Salze und 1 % NH_4NO_3 genommen. Nach 5 Tagen wurde die Flüssigkeit abfiltrirt, und von derselben nahm ich zwei Proben zu 25 ccm. In der einen Probe wurde mittelst des gewöhnlichen Verfahrens der Ammoniak-N, in der anderen der Ammoniak-N und der Salpetersäure-N bestimmt, indem die letztere zu Ammoniak reducirt wurde. Die zweite Bestimmung wurde folgendermaassen ausgeführt: die zu untersuchende Flüssigkeit wurde auf 100 ccm verdünnt und nach Zusatz von 75 ccm Weingeist, 20 g KOH und 8 g einer Mischung von Zink- und Eisenstaub einer langsamen Destillation unterworfen[1]). Bei der Analyse wurde gefunden:

	auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit
Ammoniak-N	76,10 mg
N des Ammoniaks + HNO_3 .	220,84 „

Hieraus ergiebt sich der Gehalt an freier Salpetersäure zu 68,64 mg. Die Prüfung der Flüssigkeit auf Oxalsäure gab ein negatives Resultat. Zur Bestimmung der Acidität der zu untersuchenden Flüssigkeit wurden 10 ccm genommen und mit NH_3-Lösung, die bei der quantitativen Stickstoffbestimmung angewendet wurde, titrirt (Indicator Trimethylorange). Beim Titriren verbrauchte man 2,95 ccm NH_3-Lösung. Schreibt man die ganze Acidität der Salpetersäure zu, so findet man den N-Gehalt der Säure zu 7,337 mg oder auf 100 ccm je 73,37 mg. Die Zahl unterscheidet sich wenig von derjenigen, welche bei einer directen Salpetersäurestickstoffbestimmung erhalten wurde.

1) Siehe J. König, Die Untersuchung landwirtsch. u. gewerblich wichtiger Stoffe. II. Aufl., 1898, p. 139.

[illegible] aus-
[illegible] dieser
[illegible] dem
[illegible] auf die
[illegible] zu
[illegible] weit
[illegible] an-
[illegible]

[illegible] folgender
[illegible]

[illegible] Die
[illegible] gab
[illegible]

[illegible] der Am-
[illegible] Von
[illegible] mehr Am-
[illegible] Der Unterschied
[illegible] der in den
[illegible] ins
[illegible] Ich füge hier
[illegible]-Kulturen

auf Pepton mit Zucker ausdrückt und aus den Daten eines oben beschriebenen Versuchs (Vers. 31) erhalten ist, hinzu.

	Ammoniak-N auf 1 g des trocknen Mycels	Trockengewicht des Mycels
mit Zucker . . .	2,4 mg	2,43 g
mit Chinasäure . .	11,7 „	1,79 „
mit Glycerin . . .	19,4 „	1,49 „
auf Pepton allein .	168,9 „	0,42 „

Indem wir die Veränderung der Zahlen in der einen und der anderen Columne verfolgen, können wir bemerken, dass die Ammoniakmenge in der Kulturflüssigkeit in Bezug auf die Gewichtseinheit des Mycels desto geringer war, je günstiger die das Pepton begleitende Substanz auf die Entwicklung des Pilzes einwirkte.

Versuche mit *Penicillium glaucum*.

Einfluss des Zuckers.

Versuch 42. Angestellt wurden drei Kulturen, jede mit 50 ccm Nährlösung von folgender Zusammensetzung:

A	Zucker .	—	Pepton 4 %
B	„ .	0,2 %	Salze 0,2 %
C	„ .	6,0 %	

Dauer der Kulturen 21 Tage. Das Gewicht der ausgetrockneten Decken betrug:

A 0,10 g, *B* 0,18 g, *C* 1,45 g.

Reaction der Flüssigkeit in den Kulturen *A* und *B* schwach alkalisch, in *C* neutral. Die Flüssigkeit der letzteren gab eine deutliche Reaction auf Oxalsäure, in den beiden anderen Flüssigkeiten konnten nur Spuren derselben entdeckt werden. Die Flüssigkeit der Kultur *C* reducirte die Fehling'sche Lösung nicht; folglich war der ganze in dieselbe hineingebrachte Zucker vom Pilze verbraucht worden. Bei der Analyse wurde gefunden:

	in mg auf 50 ccm der Kulturflüssigkeit			in % des Pepton-N		
	A	*B*	*C*	*A*	*B*	*C*
Gesammt-N	274,56	268,60	189,01	95,0	92,0	64,7
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen .	177,74	177,74	95,50	60,9	60,9	32,7
Ammoniak-N	43,11	49,74	59,02	14,8	17,0	20,2
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3 .	134,63	128,00	36,48	46,1	43,9	12,5

Absolut steigt die Menge des in den Kulturen erhaltenen Ammoniaks mit der Zunahme des Pilzgewichtes von Kultur *A* zu *C*, die relativen Quantitäten desselben, die auf die Gewichtseinheit des Mycels fallen, nehmen aber in derselben Richtung ab. Auf 1 g des trocknen Mycels kommt Ammoniak-N

in *A* 431,1 mg, *B* 284,2 mg, *C* 40,7 mg.

In Kultur *C* (mit 6 % Zucker) ist der verhältnissmässige Ammoniakgehalt bedeutend geringer, als in *A* und *B*. Wie schon erwähnt, war in Kultur *C*, als sie zur Analyse genommen wurde, der ganze Zucker vom Pilze verbraucht; deshalb konnte auf Grund des in diesem Falle erhaltenen Resultates die Frage, ob bei der Entwicklung des Pilzes auf Pepton in Gegenwart von Zucker Ammoniak gebildet wird, nicht entschieden werden.

Im folgenden Versuche wurde für die Kultur eine grössere Flüssigkeitsmenge mit einem höheren Zuckergehalt genommen.

Versuch 43. Die Kultur wurde mit 100 ccm Nährlösung, welche 4 % Pepton, 10 % Zucker und 0,2 % Salze enthielt, angestellt. Dauer der Kultur 13 Tage. Das Gewicht des ausgetrockneten Mycels betrug 2,01 g. Die Kulturflüssigkeit reagirte sauer, reducirte stark die Fehling'sche Lösung und enthielt kleine Mengen Oxalsäure. Die Analyse ergab Folgendes:

	in mg auf 100 ccm der Kulturflüssigkeit	in % des Pepton-N
N der durch Tannin nicht fällb. Subst.	166,27	28,4
Ammoniak-N	16,91	2,9
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen, mit Ausnahme von NH_3	149,36	25,5

Im Vergleich zu den Kulturen auf Pepton ohne Zucker ist der Ammoniakgehalt in dieser Kultur sehr gering. Die Analyse weist deutlich auf die Bildung anderer, durch Tannin nicht fällbaren Substanzen hin, aber ihre Menge erreicht in Anwesenheit von Zucker keine solche Höhe, wie in Kulturen ohne denselben.

Versuche mit *Mucor stolonifer*.

Einfluss des Zuckers.

Versuch 44. Angestellt wurden zwei Kulturen, mit je 100 ccm Nährlösung von folgender Zusammensetzung:

A Zucker . . .	0,2 %	Pepton 3 %
B „ . . .	10,0 %	Salze 0,2 %

Dauer der Kultur 13 Tage. Trockengewicht der Decken:
A 0,17 g, *B* 0,16 g.

Beide Kulturflüssigkeiten hatten die alkalische Reaction und enthielten keine Oxalsäure oder enthielten nur kaum merkliche Spuren derselben. Die Flüssigkeit der Kultur *B* reducirte unmittelbar die Fehling'sche Lösung nicht, gab aber eine starke Reduction derselben nach Kochen mit Salzsäure, was auf die Anwesenheit einer grossen Menge von nicht invertirtem Zucker hinwies. Bei der Analyse fand man Folgendes:

	in mg auf 100 ccm d. Kulturflüssigkeit		in % des Pepton-N[1]	
	A	*B*	*A*	*B*
Gesammt-N	415,44	—	94,6	—
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	226,81	240,74	51,7	54,8
Ammoniak-N	47,75	53,72	10,9	12,2
N der durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3	179,06	187,02	40,8	42,6

Wie aus den Ergebnissen der Analyse zu sehen ist, übte der Rohrzucker keinen Einfluss aus, weder auf die Entwicklung des Pilzes, noch auf die Peptonumwandlung. Diese Erscheinung, zusammen mit der Abwesenheit von die Fehling'sche Lösung reducirendem Zucker in der Kulturflüssigkeit *B*, unter gleichzeitigem Vorhandensein von nicht invertirtem Zucker, führt zu der Vermuthung, dass Rohrzucker von *Mucor stolonifer* überhaupt nicht consumirt wird, und dass die Ursache hiervon in der Unfähigkeit dieses Pilzes, Zucker zu invertiren, liegt. Um die Richtigkeit dieser Vermuthung zu prüfen, unternahm in einen weiteren Versuch, bei welchem ich neben einer Kultur auf Pepton mit Rohrzucker noch eine zweite Kultur, wo der letztere durch Glykose (Traubenzucker) ersetzt wurde, anstellte.

Versuch 45. Es wurden zwei Kulturen mit je 100 ccm Nährlösung folgender Zusammensetzung angestellt:

A Rohrzucker . . 10 % } Pepton 3 %
B Glykose . . . 10 % } Salze 0,2 %

Bei dem vorhergehenden Versuche war die Temperatur = 27°, hier wurden dagegen die Kulturen bei 22° gezogen, weil dieser

1) In 3 g Pepton waren 439 mg N enthalten.

Wärmegrad für die Entwicklung des *Mucor* günstiger war. Schon in dem Charakter der Entwicklung des Pilzes war ein grosser Unterschied zwischen den Kulturen *A* und *B* zu sehen. In der ersten Kultur, mit Rohrzucker, verbreitete sich das Mycel vom Anfange an nur an der Oberfläche der Flüssigkeit und begann bald Sporenträger zu bilden. In Kultur *B*, auf Glycose, entwickelte sich das Mycel während der ersten Tage in der Flüssigkeit, und erst nachdem dieselbe von seinem Hyphennetze durchzogen war, bildete sich an der Oberfläche eine Mycelschicht, auf welcher dann Sporenträger erschienen. Dem äusseren Ansehen nach war der Pilz auf der Glykose bedeutend stärker entwickelt. Der Versuch dauerte 12 Tage. Die ausgetrockneten Mycele hatten folgendes Gewicht:

A 0,35 g, *B* 1,67 g.

Die Kulturflüssigkeit *A* reagirte alkalisch, *B* sauer. Oxalsäure war weder in der einen, noch in der anderen zu finden. Die Flüssigkeit *B* reducirte stark die Fehling'sche Lösung, die Flüssigkeit *A* reducirte dieselbe, ebenso wie im vorangehenden Versuche, erst nach Erhitzen mit HCl. Die Analyse gab folgendes Resultat:

	in mg auf 100 ccm d. Kulturflüssigkeit		in % des Pepton-N	
	A	*B*	*A*	*B*
N der durch Tannin nicht fällbaren Substanzen	182,05	115,40	41,5	26,3
Ammoniak-N	58,20	5,97	13,3	1,3
N der durch Tannin nicht fällbaren Subst., mit Ausnahme von NH_3 .	123,85	109,43	28,2	25,0

In der Kultur von *Mucor stolonifer* auf Glykose wurden ganz ebenso, wie in den Kulturen von *Aspergillus* und *Penicillium* auf Rohrzucker, sehr geringe Mengen Ammoniak gefunden. Rohrzucker hatte bei diesem, wie auch bei dem vorhergehenden Versuche in dieser Hinsicht keinen Einfluss gehabt. Was den Stickstoff der übrigen durch Tannin nicht fällbaren Substanzen anbetrifft, so deckte die Analyse die Bildung desselben auf, in Anwesenheit sowohl des Rohrzuckers, als auch der Glycose; in letzterem Falle war er in einer etwas kleineren Quantität vorhanden. Auch in dieser Beziehung rief Glykose in der *Mucor*-Kultur ähnliche Veränderungen hervor, wie Rohrzucker in den Kulturen von *Penicillium*.

Was die früher ausgesprochene Voraussetzung anbetrifft, nämlich, dass der Rohrzucker in den untersuchten *Mucor*-Kulturen un-

verbraucht bleibt, so wurde dieselbe durch eine vergleichende Bestimmung des Zuckergehaltes in der Flüssigkeit der Kultur *A*, vor und nach der Entwicklung des Pilzes auf derselben, bestätigt. Die Zuckerbestimmung wurde mittelst der Fehling'schen Lösung durch Titrirung nach Soxhlet ausgeführt. Von der vom Mycel abfiltrirten und auf 200 ccm verdünnten Kulturflüssigkeit *A* wurden 20 ccm genommen. Das gleiche Volum wurde auch von der ursprünglichen Flüssigkeit, die zuerst auf das Doppelte mit Wasser verdünnt worden war, abgemessen. Zu jeder von diesen Proben wurden 50 ccm Wasser und 10 ccm $^1/_5$-Normalsalzsäure zugesetzt. Darauf wurden beide Flüssigkeiten eine halbe Stunde lang mit einem Rückflusskühler im Wasserbade erhitzt[1]), mit Wasser auf 200 ccm verdünnt und zum Titriren der Fehling'schen Lösung angewendet. Von der letzteren wurden zu jeder Titrirung 10 ccm genommen. Zur Reduction dieses Volums der Fehling'schen Lösung wurden folgende Mengen der zubereiteten Lösungen verbraucht:

von der ursprünglichen Flüssigkeit 11,1 ccm, von der Kulturflüssigkeit 11,6 ccm.

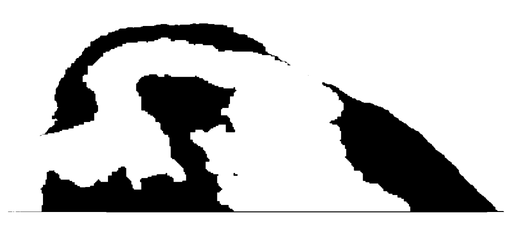
Führen wir nun die Rechnung auf Glykose aus, und nehmen wir nach Soxhlet 1 ccm der Fehling'schen Lösung als 0,005 g derselben entsprechend an, so ergiebt sich auf Grund der bei der Titrirung erhaltenen Werthe der Zuckergehalt in 100 ccm

der ursprünglichen Flüssigkeit = 9,01 g, der Kulturflüssigkeit = 8,62 g.

Diese Zahlen zeigen, dass bei der Entwicklung des Pilzes der Zuckergehalt der Flüssigkeit fast unverändert geblieben war. Offenbar assimilirte *Mucor* den Rohrzucker als solchen nicht, und die gefundene, kleine Abnahme desselben in der Kulturflüssigkeit wurde wahrscheinlich dadurch bedingt, dass ein Theil des Rohrzuckers bei der Sterilisation der für die Kultur bestimmten, sauren Lösung invertirt worden war, weshalb auch der Pilz diesen Theil des Zuckers absorbirt hatte.

Eine Zuckerbestimmung wurde auch in der Kulturflüssigkeit *B*, vor und nach der Entwicklung des Pilzes auf derselben, vorgenommen. Das Verfahren war, mit Ausnahme des Kochens mit Salzsäure, ganz dasselbe, wie bei der vorhergehenden Bestimmung. 10 ccm

1) Bestimmung des Rohrzuckers siehe J. König, Die Untersuchung etc., II. Aufl., 1898, p. 212.



der Fehling'schen Flüssigkeit verlangten bei der Titrirung folgende Quantitäten der zubereiteten Lösungen:

von der ursprünglichen Flüssigkeit 11,5 ccm, von der Kulturflüssigkeit 39,5 ccm.

Hieraus ergiebt sich der Glykosegehalt in 100 ccm

der ursprünglichen Flüssigkeit = 8,70 g, der Kulturflüssigkeit = 2,53 g.

Der Pilz hatte also mehr als $^2/_3$ der sämmtlichen in die Kultur gebrachten Glykose aufgebraucht. Die Ursache davon, dass der Rohrzucker in den Kulturen von *Mucor stolonifer* unverbraucht blieb, lag offenbar darin, dass dieser Pilz, im Gegensatz zu *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*, die Fähigkeit, Rohrzucker zu invertiren, nicht besass.

Die Unfähigkeit des *Mucor stolonifer*, Rohrzucker zu verbrauchen, sprach sich auch in dem verhältnissmässigen Stickstoffgehalt seines Mycels aus, welcher in der Kultur mit diesem Zucker viel höher als in der Kultur mit Glykose war.

	A	*B*
N-Gehalt im trocknen Mycel .	9,62 %	7,41 %.

Im folgenden führe ich einen Versuch an, dessen Resultate zeigen, dass ***Mucor stolonifer*** in der That **kein Rohrzucker invertirendes Enzym enthält**, und dass er in dieser Hinsicht eine Eigenthümlichkeit aufweist, durch die er sich von *Aspergillus* und *Penicillium* unterscheidet.

Versuch 46. Für diesen Versuch wurden das (nach der Stickstoffbestimmung übriggebliebene) Mycel des *Mucor stolonifer* aus Kultur *B* des vorhergehenden Versuchs und auf Pepton in Gegenwart von Zucker gezogene Mycele von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* verwendet. Die bei 35—40° ausgetrockneten Mycele wurden im Mörser zerrieben und von jedem derselben wurden zwei ungefähr gleiche Theile zu 1—0,5 g genommen. Sämmtliche Proben wurden in Kolben gethan und mit je 25 ccm Wasser übergossen. Drei Kolben mit je einer Portion jedes Pilzes wurden im Wasserbade kurze Zeit erhitzt, worauf man in jedem Kolben 10 ccm 20 proc. Rohrzuckerlösung zusetzte. Nach 5 tägigem Stehen im Thermostaten bei einer Temperatur von 30° wurde in allen Kolben die Bestimmung des invertirten Zuckers vorgenommen. Der Inhalt jedes Kolbens wurde auf ein Filter gebracht und der ungelöste Rückstand sorgfältig mit Wasser ausgewaschen. Sämmtliche Fil-

trate wurden auf 200 ccm verdünnt und zur Titrirung der Fehling'schen Flüssigkeit, von der jedes Mal 20 ccm genommen wurden, verwendet. In der unten folgenden Tabelle sind die Mengen der fraglichen Lösungen, die eine vollständige Reduction des angegebenen Volums der Fehling'schen Flüssigkeit gaben, und die auf Grund der Ergebnisse der Titrirungen ermittelten Quantitäten des invertirten Zuckers angeführt.

		Zur Reduction von 20 ccm d. Fehling'schen Lösung wurden verbraucht	Quantum des während des Versuchs gebildeten Invertzuckers
Aspergillus niger	a) nicht gekocht	10,8 ccm	1,85 g
	b) gekocht . .	72,5 „	0,28 „
Penicillium glaucum	a) nicht gekocht	11,0 „	1,82 „
	b) gekocht . .	—	Spuren
Mucor stolonifer	a) nicht gekocht	—	Spuren
	b) gekocht . .	—	Spuren

Ferner wurde in der zum beschriebenen Versuche verwendeten Lösung der die Fehling'sche Flüssigkeit reducirende Zucker, welcher bei der Inversion des Rohrzuckers durch Salzsäure entstand, bestimmt. Es wurden 5 ccm der Rohrzuckerlösung genommen; zu derselben wurden 65 ccm Wasser und 10 ccm $^1/_5$-Normalsalzsäure zugesetzt, und die ganze Flüssigkeit wurde eine halbe Stunde lang mit einem Rückflusskühler im Wasserbade erhitzt. Darauf wurde die Lösung auf 100 ccm verdünnt und zur Titrirung der Fehling'schen Flüssigkeit verwendet. 20 ccm der letzteren erforderten 11,0 ccm der zu analysirenden Flüssigkeit. Hieraus ergab sich der Zuckergehalt in dem Volum der Lösung, welches zur Prüfung der Invertirfähigkeit der Pilze genommen worden war, zu 1,82 g.

Stellen wir diese Zahl mit den früher angeführten zusammen, so sehen wir, dass in den nicht erhitzten Kolben mit *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* der ganze (oder fast der ganze, wenn man in Betracht zieht, dass ein Theil des die Fehling'sche Lösung reducirenden Zuckers auf Kosten der im Mycel der Pilze enthaltenen Kohlenhydrate gebildet sein konnte) in denselben enthaltene Rohrzucker invertirt war. In den beiden Kolben mit *Mucor stolonifer* und in dem erhitzten Kolben mit *Penicillium* konnte man nur Spuren von reducirendem Zucker entdecken. Die Anwesenheit einer merklichen Menge des letzteren im Kolben *b* mit *Aspergillus,* wo das Enzym [illegible]t, war, erklärt

sich wahrscheinlich dadurch, dass mit dem sauer reagirenden Mycel dieses Pilzes Säuren in die Flüssigkeit hineingebracht worden waren, welche einen Theil des Rohrzucker invertiren konnten.

Das von mir bei der Untersuchung der Invertirflüssigkeit des *Mucor stolonifer* erhaltene negative Resultat liefert eine Bestätigung für die früheren Angaben Gayon's[1]). Dieser Forscher hat schon im Jahre 1878 gezeigt, dass einige Arten von *Mucor*, namentlich *Mucor Mucedo, M. circinelloides, M. spinosus* und *Rhizopus nigricans (Mucor stolonifer)*, im Unterschied von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*, die Fähigkeit, Rohrzucker zu invertiren, nicht besitzen. Die *Mucor*-Arten, welche Rohrzucker nicht invertirten, erwiesen sich auch als unfähig, ihn zu vergähren (in dieser Hinsicht sind *Mucor circinelloides* und *M. spinosus* von Gayon untersucht worden), während dieselben Organismen in Glykoselösungen einen Gährungsprocess hervorriefen, welcher an Energie der Hefegährung in manchen Fällen gar nicht nachstand. Also konnte Rohrzucker als solcher als Gährungsmittel nicht dienen. Es entsteht nun die Frage, ob derselbe ohne vorherige Inversion als Nährmaterial verwendet werden kann. Für die Bedingungen, welche in den Kulturen der vorhergehenden Versuche gegeben waren, ist diese Frage im negativen Sinne gelöst. In Gegenwart von Pepton consumirt *Mucor stolonifer* Rohrzucker nicht.

Zweck der weiteren Versuche war, **das Verhalten des *Mucor stolonifer* zu Rohrzucker in Anwesenheit von Ammoniaksalzen, unter Bedingungen, wo dieser Zucker die einzige Kohlenstoffquelle bildete, zu zeigen.**

Versuch 47. Von den Ammonsalzen wurden Ammoniumnitrat und Ammoniumoxalat[2]) verwendet. Neben den Kulturen mit Rohrzucker wurden vergleichshalber Kulturen mit den gleichen Quantitäten Glykose angestellt.

---

1) U. Gayon, De la fermentation alcoolique avec le Mucor circinelloides. Ann. de chimie et de physique, ser. V, T. XIV, 1878, p. 258, und desselben Autors: Sur l'inversion et sur la fermentation alcoolique du sucre de canne par les moisissures. Compt. rend. T. LXXXVI, 1878, p. 52.

2) Oxalsaures Ammon wurde deshalb gewählt, weil Oxalsäure für die meisten Organismen als Kohlenstoffquelle entweder garnicht dienen kann, oder sich jedenfalls in dieser Hinsicht als äusserst unergiebig erweist.

Die Nährlösungen hatten folgende Zusammensetzung:

A	25 ccm 20 proc. Glykose-Lösung 5 ccm 12 proc. NH_4NO_3 „ 1 ccm 10 proc. Salz-Lösung 75 ccm Wasser
B	25 ccm 20 proc. Rohrzuckerlösung das Uebrige wie in *A*.
C	25 ccm 20 proc. Glykose - Lösung 5 ccm 5 proc. $C_2(NH_4)_2O_4$ „ 1 ccm 10 proc. Salz-Lösung 75 ccm Wasser
D	25 ccm 20 proc. Rohrzuckerlösung das Uebrige wie in *C*.

Für jede Kultur wurden 25 ccm Flüssigkeit genommen. Mit jeder Lösung wurden zwei Kulturen angestellt. Sämmtliche Kulturen wurden bei einer Temperatur von 22° gezogen. Nach Verlauf von 8 Tagen wurden alle Kulturen, mit Ausnahme zweier, einer mit der Lösung *C* (*c'*) und einer mit der Lösung *D* (*d'*), einer Analyse unterworfen. Der Inhalt der Kulturen wurde sammt den Mycelen auf Filter gebracht; die Mycele wurden ausgewaschen, getrocknet und gewogen. Sie zeigten folgendes Gewicht:

	Flüssigkeit *A* (Glykose + NH_4NO_3)	Flüssigkeit *B* (Rohrzucker + NH_4NO_3)
Durchschnittswerth von 2 Kulturen	*a*, *a'* 0,025 g	*b*, *b'* 0,021 g

	Flüssigkeit *C* (Glykose + $(NH_4)_2C_2O_4$)	Flüssigkeit *D* (Rohrzucker + $(NH_4)_2C_2O_4$)
Von 1 Kultur	*c* 0,065 g	*d* 0,002 g.

Die beiden anderen Kulturen auf den Flüssigkeiten *C* und *D* wurden 3 Tage später untersucht. Das Gewicht der ausgetrockneten Mycele betrug

in *c'* 0,075 g, in *d'* 0,002 g.

In den Kulturen mit Ammoniumnitrat entwickelte sich der *Mucor stolonifer* fast mit der gleichen Energie, sowohl auf der Glykose, als auch auf dem Rohrzucker. In Gegenwart von Ammonium-

oxalat trat dagegen der Unterschied sehr scharf hervor: auf Rohrzucker hörte die schwache Entwicklung des Mycels, welche auch nur anfangs beobachtet wurde, bald gänzlich auf; auf Glykose zeigte der Pilz während der ganzen Versuchszeit ein üppiges Wachsthum und hatte zum Schluss des Versuchs an der Oberfläche der Flüssigkeit eine stark entwickelte Mycelschicht gebildet, deren Gewicht das Mycelgewicht der Kulturen mit Ammoniumnitrat fast um das Dreifache überstieg, eine Erscheinung, welche hier, ebenso wie bei den Versuchen mit *Aspergillus niger*, offenbar durch die Anhäufung freier Salpetersäure in der dieses Salz enthaltenden Flüssigkeit bedingt wurde. Auf Rohrzucker legten die Kulturen mit Ammoniumoxalat und Ammoniumnitrat in Bezug auf die Entwicklung des Pilzes einen noch schärferen Unterschied als die Kulturen auf Glykose, allein in entgegengesetzter Richtung, an den Tag. Während in Anwesenheit von Ammoniumoxalat die Entwicklung des Pilzes eine ganz unbeträchtliche war, bildete sich auf Ammoniumnitrat eine bedeutende Mycelmasse, deren Gewicht dem Mycelgewichte der Kultur auf demselben Salze mit Glykose fast gleichkam. In Gegenwart von Ammoniumoxalat blieb der Rohrzucker dem Pilze unzugänglich, mit Ammoniumnitrat wurde er von demselben verbraucht. Dieser Unterschied wurde dadurch bedingt, dass im letzteren Falle der Rohrzucker eine Inversion erlitt, was im ersteren nicht der Fall war. Ein Theil des Zuckers wurde schon bei der Sterilisation der Nährlösung *B* invertirt; nach der Sterilisation rief diese Lösung beim Kochen mit dem Fehling'schen Reagens eine deutliche Reduction hervor. Ferner setzte sich die Invertirung des Rohrzuckers auch im Laufe der Entwicklung des Pilzes fort, in Folge der Befreiung und Anhäufung von Salpetersäure, in dem Maasse, wie das an dieselbe gebundene Ammoniak von dem Pilze verbraucht wurde. Die Flüssigkeiten der Kulturen *b* und *b'* hatten eine stark saure Reaction und reducirten die Fehling'sche Lösung. Die Nährlösung *D* reducirte die Fehling'sche Flüssigkeit weder unmittelbar nach der Sterilisation, noch nach dem Kultiviren des Pilzes auf derselben. Die Reaction der Kulturflüssigkeiten *d* und *d'* war nur sehr schwach sauer.

In der unten folgenden Tabelle sind die Zahlen angeführt, die bei der quantitativen Zuckerbestimmung in den ursprünglichen Lösungen und in den Kulturflüssigkeiten erhalten wurden, und die auf die Menge des in den Kulturen von dem Pilze verbrauchten Zuckers schliessen lassen.

Die von den Mycelen abfiltrirten Flüssigkeiten der Kulturen *a* und *c* (mit Glykose) wurden direct auf 200 ccm verdünnt. Die Flüssigkeiten der Kulturen *b* und *d* (mit Rohrzucker) wurden erst auf 100 ccm verdünnt, worauf von demselben je zu 75 ccm genommen wurde; dann setzte man zu jeder dieser Proben 10 ccm $^1/_5$-Normalsalzsäure hinzu und erhitzte sie eine halbe Stunde lang mit einem Rückflusskühler im Wasserbade. Nach dem Erhitzen wurden beide Flüssigkeiten, gleich denen mit Glykose, auf 200 ccm verdünnt.

In entsprechendem Maasse wurden auch die ursprünglichen Nährlösungen mit Wasser verdünnt. Von denselben nahm man Proben zu je 25 ccm. Die Proben der Lösungen *A* und *C* wurden auf 200 ccm, die der Lösungen *B* und *D* auf 100 ccm verdünnt. Von den beiden letzteren Flüssigkeiten nahm man je 75 ccm, welche nach vorhergehendem Kochen mit Salzsäure ebenfalls auf 200 ccm verdünnt wurden. Die so erhaltenen Lösungen wurden zum Titriren der Fehling'schen Flüssigkeit angewendet. Zu jeder Titrirung wurden von der letzteren 20 ccm genommen. In der Tabelle sind die Volumina der zu prüfenden Flüssigkeiten, welche zur Reduction des angegebenen Quantums der Fehling'schen Lösung verbraucht wurden, und der auf Grund der Resultate der Titrirung berechnete Zuckergehalt der Kulturflüssigkeiten und der ursprünglichen Lösungen angeführt.

Auf 20 ccm der Fehling'schen Flüssigkeit wurden von den hergestellten Lösungen verbraucht:

von der ursprünglichen Flüssigkeit		von der Kulturflüssigkeit	
A	19,6 ccm	*a*	23,8 ccm
B	24,8 „	*b*	27,6 „
C	19,6 „	*c*	32,8 „
D	25,0 „	*d*	25,2 „

Zuckergehalt:

in 25 ccm der ursprünglichen Flüssigkeit		in der Kulturflüssigkeit	
A	1,020 g	*a*	0,840 g
B	1,075 „	*b*	0,966 „
C	1,020 „	*c*	0,610 „
D	1,067 „	*d*	1,058 „

Die Analyse zeigte, dass die Glykose sowohl in den Kulturen mit Ammoniumoxalat, als auch in denen mit Ammoniumnitrat verbraucht

worden war; in Anwesenheit des letzteren war der Verbrauch derselben durch den Pilz, in Folge der weniger günstigen Entwickelungsbedingungen (Anhäufung von Salpetersäure), ein etwas geringerer gewesen.

Was den Rohrzucker anbetrifft, so wurde eine Verminderung seines Gehaltes, ebenso wie eine Entwickelung des Pilzes, nur in der Kultur mit Ammoniumnitrat gefunden, wo der Zucker, wie oben hingewiesen, invertirt wurde. In Gegenwart von oxalsaurem Ammon blieb seine Quantität unverändert. Es ergiebt sich hieraus mit Deutlichkeit, dass Rohrzucker an und für sich kein geeignetes Nährmaterial für den Pilz darstellt; er wird von dem letzteren erst nach vorheriger Inversion verbraucht.

Zusammenfassung der Resultate.

Bei der Entwickelung der Schimmelpilze auf Substraten, welche ausser Eiweissstoffen (Witt's Pepton, Fibrin) keine anderen organischen Substanzen enthalten, wird die Umwandlung der Eiweissstoffe ausser von der Bildung von Ammoniak auch von der Bildung anderer stickstoffhaltiger Producte, unter denen Tyrosin und Leucin gefunden sind, begleitet. In den Kulturen des *Aspergillus niger* gehört die Hauptmasse des Stickstoffs der umgewandelten Eiweissstoffe dem Ammoniak; in den Kulturen des *Penicillium glaucum* und der Mucore *(M. stolonifer, M. racemosus* und *M. Mucedo)* sammeln sich, bei verhältnissmässig kleinen Mengen von Ammoniak, im Ueberflusse Amidosäuren an.

Die reichliche Bildung von Ammoniak, von welcher die Entwickelung des *Aspergillus* auf Eiweissstoffen begleitet wird, steht im Zusammenhange mit der Fähigkeit dieses Pilzes, Oxalsäure anzuhäufen und in Folge dessen der Flüssigkeit der Kultur die saure Reaction zu bewahren, welche Fähigkeit weder *Penicillium* noch die Mucore besitzen, weshalb auch die Reaction in den Flüssigkeiten ihrer Kulturen, in Folge der Erscheinung von Ammoniumcarbonat in denselben, bald alkalisch wird. In Kulturen des *Aspergillus*, wo die Anhäufung der Oxalsäure durch Zusatz von Calciumcarbonat zum Substrate unmöglich gemacht ist, und wo die Kulturflüssigkeit in Folge dessen die alkalische Reaction annimmt, wird die Bildung von Ammoniak verzögert, und es sammeln sich andere Producte, unter welchen beträchtliche Quantitäten Tyrosin

und Leucin zu finden sind, in der Flüssigkeit an. Bei der angegebenen Abänderung der Kulturbedingungen des *Aspergillus* erfährt der Peptonumwandlungsprocess Veränderungen, die ihn dem analogen Processe in den Kulturen des *Penicillium* und der Mucore nähern.

Bei umgekehrter Abänderung der Kulturbedingungen der letzteren Pilze *(Penicillium glaucum* und *Mucor racemosus)*, welche durch Hinzugeben von Phosphorsäure zu den Nährlösungen in solcher Menge, dass die Flüssigkeiten, die unter den gewöhnlichen Bedingungen alkalisch sind, die saure Reaction bewahrten, zu Stande gebracht wurde, schlägt der Peptonumwandlungsprocess die für *Aspergillus* charakteristische Richtung ein: ebenso wie in den Kulturen des letzteren prävalirt dann unter den Zersetzungsproducten quantitativ das Ammoniak.

Die Bildung von Amidosäuren, von welcher die durch Schimmelpilze hervorgerufene Umwandlung der Eiweissstoffe begleitet wird, wird durch das Einwirken eines von diesen Pilzen producirten, proteolytischen Enzyms bedingt, welches, dem thierischen Trypsin ähnlich, Eiweissstoffe bis auf die Amidosäuren spaltet. In den Producten der Einwirkung dieses Enzyms auf Witt's „Pepton" sind Tyrosin und Leucin gefunden worden.

In den auf Pepton gezogenen Kulturen ist das tryptische Enzym nicht nur in den Mycelien der Pilze enthalten, sondern es wird von denselben auch in die Flüssigkeit, auf welcher sie sich entwickeln, ausgeschieden.

Die Bildung des Enzyms ist von den Ernährungsbedingungen des Pilzes abhängig: in Kulturen auf Pepton ist der nach der Stärke der Gelatineverflüssigung zu schätzende Gehalt desselben sowohl im Mycel, als auch in der Flüssigkeit bedeutender als in Kulturen auf weinsaurem Ammon.

Die Spaltung der Eiweissstoffe unter Bildung von Amidosäuren durch die Einwirkung des von den Pilzmycelen ausgeschiedenen Enzyms geht, mindestens zum Theil, in der Kulturflüssigkeit vor sich.

Der Umstand, dass in den *Aspergillus*-Kulturen auf Pepton nur geringe Mengen von Amidosäuren sich anhäufen, obgleich sowohl in dem Mycel, als auch in der Flüssigkeit das tryptische Enzym zugegen ist, erklärt sich dadurch, dass die entstehenden Amidosäuren eine rapide weitere Umwandlung erleiden, wobei ihr Stickstoff sich in der Gestalt von Ammoniak abspaltet.

Die Fähigkeit des *Aspergillus*, eine solche Umwandlung der Amidosäuren hervorzurufen, ist durch Kulturen dieses Pilzes auf Asparagin, Tyrosin und Leucin nachgewiesen worden.

Sowohl in Abwesenheit, als auch in Anwesenheit von Pepton zerfielen alle genannten Verbindungen leicht unter Bildung von Ammoniak, wobei im Asparagin nicht nur der Ammoniakstickstoff, sondern auch der Aminstickstoff sich abspaltete.

Dass bei dem durch Schimmelpilze hervorgerufenen Zersetzungsprocesse der Eiweissstoffe bis auf Ammoniak als Zwischenproducte Amidosäuren gebildet werden, geht daraus hervor, dass solche, in die Kulturbedingungen des *Aspergillus* hineingebrachte Veränderungen, welche die Ammoniakbildung entweder gänzlich aufhoben oder nur verzögerten (z. B. erschwerter Luftzutritt, Beseitigung der Oxalsäure durch $CaCO_3$, Entfernung des Mycels aus der Kulturflüssigkeit), immer eine Anhäufung von Amidosäuren (Tyrosin und Leucin) zur Folge hatten, die unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen dieses Pilzes nicht vorkam.

In Kulturen des *Aspergillus* auf Pepton in Anwesenheit von Rohrzucker findet, solange der letztere in der Flüssigkeit noch unverbraucht bleibt, keine einigermassen bedeutende Ansammlung von Ammoniak statt, und das in die Nährlösung hineingebrachte Ammoniak (in der Gestalt von weinsaurem Ammon) wird von dem Pilze energisch verbraucht, wobei die Entwickelung desselben merklich beschleunigt wird.

Eine starke Abnahme der Menge des sich ansammelnden Ammoniak (im Vergleich mit den Kulturen auf Pepton allein) rufen auch Chinasäure und Glycerin in den auf Pepton gezogenen Kulturen des *Aspergillus* hervor, obgleich nicht in solchem Maasse, wie Zucker. Auf Grund der erhaltenen Resultate kann man behaupten, dass, je günstiger die dem Pepton in die Nährlösung hinzugegebene Substanz auf die Entwickelung des Pilzes einwirkte, desto geringer das Quantum des auf die Gewichtseinheit des Mycels fallenden Ammoniaks war.

Die Anwesenheit von Rohrzucker in den Kulturen des *Penicillium* auf Pepton übt in Bezug auf das Ammoniak denselben Einfluss aus, wie in den *Aspergillus*-Kulturen.

In den Kulturen des *Mucor stolonifer* wird in Gegenwart von Glykose keine Anhäufung des Ammoniaks beobachtet; Rohrzucker hat aber auf die durch diesen Pilz hervorgerufene Peptonumwandlung keinen Einfluss. Die Ursache hiervon liegt darin, dass *Mucor stolo-*

nifer, im Gegensatz zu *Aspergillus* und *Penicillium*, die Fähigkeit, Rohrzucker zu invertiren, nicht besitzt, weshalb dieser in der Kulturflüssigkeit unverbraucht bleibt.

Auf Ammoniumoxalat mit Rohrzucker entwickelt sich *Mucor stolonifer* nicht, woraus hervorgeht, dass dieser Zucker als solcher nicht als Nährmaterial dienen kann.

Was die anderen durch Tannin nicht fällbaren Producte (ausser Ammoniak) anbetrifft, so findet eine merkliche Zunahme derselben auch in Kulturen auf Pepton mit Zucker statt, aber in einer kleineren Quantität als ohne diesen.

Bei der Entwickelung der Pilze auf Nährlösungen, die Ammoniaksalze der Mineralsäuren und Zucker enthalten, stehen die Energie des Pilzwachsthums und die Mengen des aufgebrauchten Ammoniaks im umgekehrten Verhältnisse zu der Stärke oder Affinität der Säuren, in deren Verbindung Ammoniak den Pilzen dargeboten wird. Dabei häufen sich in der Nährflüssigkeit die freien Säuren an, die nach der Absorption des Ammoniaks unverbraucht bleiben. Obgleich die Salpetersäure von den Pilzen assimilirt werden kann, beobachtet man doch dieselbe Erscheinung auch in den Kulturen mit Ammoniumnitrat, weil die Absorption des Ammoniaks viel schneller als die der Salpetersäure vor sich geht. Je höher die Stärke der Säure des zur Kultur zugesetzten Ammoniaksalzes ist, desto weniger Säurewasserstoff vermag der Pilz bei der Absorption des Ammoniaks frei zu machen, d. h. desto näher liegt die Grenze der Ammoniakaneignung.

Zum Schlusse erachte ich es als eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Professor W. Pfeffer, in dessen Institut der grösste Theil der vorliegenden Arbeit ausgeführt wurde, an dieser Stelle öffentlich meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die grosse Freundlichkeit, womit er mir seinen Rath, sowie die reichlichen Hilfsmittel des Leipziger botanischen Instituts zur Verfügung gestellt hat.

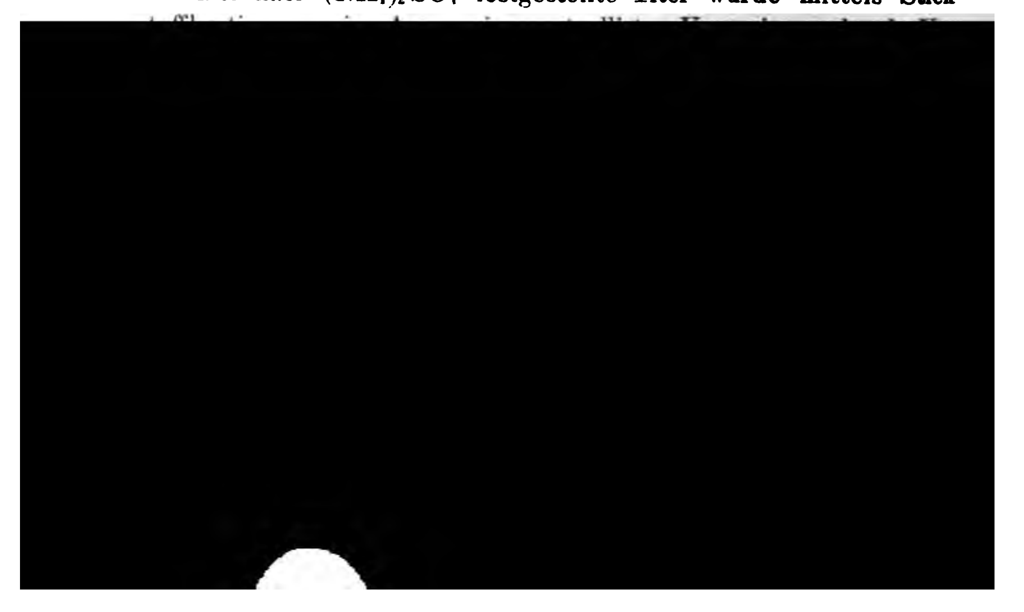
Analytischer Anhang.

Bei den Stickstoffbestimmungen wurde zur Absorption des Ammoniaks eine titrirte Schwefelsäurelösung angewendet. Der Titer der angewendeten Lösung wurde nach dem Gewichte des trockenen Rückstandes festgestellt, welcher beim Verdampfen eines bestimmten Volums dieser Lösung, nach vorheriger Neutralisation der in derselben enthaltenen Schwefelsäure durch Ammoniak, erhalten wurde. Ein abgewogenes Quantum concentrirter Schwefelsäure verdünnte man mit soviel Wasser, dass ungefähr eine $^1/_4$-Normallösung erhalten wurde. Von dieser Lösung wurden zwei Proben zu 30 ccm genommen und nach Zusatz von Ammoniak im Ueberschuss im Wasserbade zur Trockne eingedampft. Die Rückstände wurden bei 100—105° getrocknet und gewogen. Das Gewicht des so erhaltenen schwefelsauren Ammons betrug:

1. 1,008 g, 2. 1,011 g, im Mittel 1,0095 g.

Folglich kam auf 1 ccm 0,03365 g $(NH_4)_2SO_4$, oder 0,024983 g H_2SO_4 und 0,007138 g N. Zur Titrirung der nach der Absorption des Ammoniaks in freiem Zustande gebliebenen Schwefelsäure benutzte ich eine Ammoniaklösung. Das Verhältniss der Säurelösung zu der beim Titriren angewendeten Ammoniaklösung war folgendes: 10 ccm Schwefelsäure : 28,7 ccm Ammoniaklösung (1 ccm der letzteren enthielt 0,002487 g N).

Der nach $(NH_4)_2SO_4$ festgestellte Titer wurde mittels Stick-



Die Analyse des Peptons.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
1. 4 proc. Peptonlösung.				
Gesammt-N	10	10	5,6	0,05775
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin, Bleizucker und Phosphorwolframsäure . .	20	10	25,0	0,00920
Ammoniak-N	20	10	28,1	0,00149
2. 4 proc. Peptonlösung.				
Gesammt-N	10	—	4,7	0,05969
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	40 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	26,0	0,00672
Ammoniak-N	100	10	27,6	0,00274
3. Die Flüssigkeit, die 4 % Pepton, 15 % Zucker und 0,2 % Salze enthielt.				
Gesammt-N	25	15	13,65	0,07312
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	25 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	25,9	0,00693
Ammoniak-N	100	10	27,55	0,00187

Versuch 1.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 275 ccm.

	Volum (ccm)	Schwefelsäure (ccm)	Ammoniaklösung (ccm)	Stickstoff (g)
Gesammt-N	25	15	3,5	0,09836
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin, Bleizucker und Phosphorwolframsäure . .	120 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 300: 150	10	22,3	0,01592
Ammoniak-N	150	15	9,9	0,04977
Ammoniak-N nach Bosshard	150	10	23,05	0,04676

Versuch 2.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 600 ccm.

	Volum (ccm)	Schwefelsäure (ccm)	Ammoniaklösung (ccm)	Stickstoff (g)
Gesammt-N	25	20	35,0	0,08704
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 300: 25	10	13,0	0,03905
Ammoniak-N	50	10	5,5	0,05770
Ammoniak-N nach Bosshard	50	10	5,7	0,05720
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin, Bleizucker und Phosphorwolframsäure . .	—	10	24,7	0,00995

(Fortsetzung von Versuch 2.)

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
N im Bleizucker-Niederschlag	175 Filtrat von PbS 200 — 50	10	28,0	0,00199
N im Mercurinitrat-Niederschl.	175 Filtrat von HgS 200 — 50	10	21,4	0,01852
Ammoniak-N in demselben Niederschlag — unmittelbar	50	10	25,8	0,00721
Ammoniak-N in demselben Niederschlag — nach d. Kochen mit HCl	50	10	25,7	0,00746

Versuch 3.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 1150 ccm.

Gesammt-N	10	10	10,9	0,04446
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	40 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200 — 50	10	13,7	0,03754
Ammmoniak-N	100	10	5,1	0,05879

Versuch 4.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 900 ccm.

N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200 — 50	10	12,05	0,04141
Ammoniak-N	100	10	20,25	0,02106
Stickstoffbestimmung im Tyrosin. — Abgewogene Substanz 0,2015 g		10	22,45	0,01554

Versuch 6.

Vergl. Versuch 42, Kultur *A*.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
Stickstoffbestimmung im Tyrosin. — Abgewogene Substanz 0,199 g		10	22,4	0,01567

Versuch 7.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 150 ccm.

	Volum der Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
Gesammt-N	25	15	8,8	0,08518
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200 { 50	15	15,3	0,06908
Ammoniak-N	50	10	25,05	0,00901
N im Phosphorwolframsäure-Niederschlag	50	15	29,9	0,03270

Versuch 10.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 150 ccm.

		Volum der Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
A	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	10	10	22,8	0,01467
	Ammoniak-N	28	10	24,05	0,01156
B	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	10	10	13,6	0,03755
	Ammoniak-N	28	10	21,9	0,01691
	Stickstoffbestimmung im Tyrosin. — Abgewogene Substanz 0,0565 g		10	26,95	0,00435

Versuch 11.

	Volum der Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
Stickstoffbestimmung im Tyrosin. — Abgewogene Substanz 0,121 g		10	24,85	0,00957

Versuch 21.

		Volum der Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
a	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	25	10	5,2	0,05844
b	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	25	15	4,85	0,09500

Versuch 22.

Bei der Stickstoffbestimmung in diesem Versuche wurde zur Absorption des Ammoniaks eine $^1/_{10}$-Normallösung von Schwefelsäure angewendet. Zum Zurücktitriren derselben diente verdünnte Aetzkalilösung. Das Verhältniss der Säurelösung zu der beim Titriren angewendeten Aetzkalilösung war folgendes: 50 ccm Schwefelsäure : 49,4 ccm Aetzkalilösung (1 ccm der letzteren entsprach einer Stickstoffmenge von 0,00142 g). Für diesen Versuch wurde auch ein anderes Pepton-Präparat angewendet. In demselben wurde der Gesammtstickstoff bestimmt.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm		Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
Stickstoffbestimmung im Pepton. — Abgewogene Substanz 0,500 g			100	46,5	0,07427
Kultur *A*. Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 150 ccm.					
Gesammt-N	50		100	30,2	0,09741
a N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker	35	50	34,0	0,02187
a Ammoniak-N	100	50	20	13,8	0,00852
b N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker	35	50	21,1	0,04019
b Ammoniak-N	100	50	20	12,9	0,00980
Kultur *B*. Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.					
Gesammt-N	25		70	17,7	0,07313
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker	50	50	9,4	0,05680
Ammoniak-N		50	50	49,9	0,01207
N im Phosphorwolframsäure-					

Versuch 24.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
A Gesammt-N	50	10	20,6	0,02014
A Ammoniak-N	100	10	13,0	0,03905
B Gesammt-N	50	20	30,5	0,06690
B Ammoniak-N	100	20	19,8	0,09351
C Gesammt-N	50	20	24,3	0,08232
C Ammoniak-N	100	20	2,9	0,13554

Versuch 25.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

A Gesammt-N	50	10	1,4	0,06790
A Ammoniak-N	100	15	3,3	0,09886
B Gesammt-N	50	15	14,6	0,07076
B Ammoniak-N	100	20	14,9	0,10570
C Gesammt-N	50	15	14,5	0,07100
C Ammoniak-N	100	20	14,6	0,10644
D Gesammt-N	50	10	27,9	0,00199
D Ammoniak-N	100	10	27,9	0,00199
E Gesammt-N	50	10	28,4	0,00075
E Ammoniak-N	100	10	28,4	0,00075

Versuch 26.

Die Angaben für die Kulturflüssigkeit *A* und *B* siehe im analytischen Anhang zum Versuch 2.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit *C* und *D* 600 ccm.

Gesammt-N	25		20	19,0	0,09326
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 300	25	10	19,4	0,02313
Ammoniak-N		50	10	21,05	0,01903
Ammoniak-N nach Bosshard		50	10	21,2	0,01865
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin, Bleizucker und Phosphorwolframsäure . .		—	10	21,4	0,01816
Stickstoffbestimmung im Tyrosin. — Abgewogene Substanz 0,0212 g			10	28,05	0,001617

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	Stickstoff gefunden
				g
[illegible]				0,05024
[illegible]				0,04128
[illegible]				0,07523
[illegible]				0,05359
[illegible]			21,3	0,01840
[illegible]			21,65	0,01704

[illegible]

[illegible] 200 ccm.

[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	Stickstoff gefunden
[illegible]				0,02711
[illegible]			22,7	0,01482
[illegible]			23,75	0,01231
[illegible]				0,02736
[illegible]			23,2	0,01368
[illegible]				0,01965

[illegible]

[illegible] im analytischen Anhang [illegible]

[illegible] Flüssigkeit 200 ccm. Bei [illegible] Lösungen wie im Versuch 22 [illegible]

[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]			21,0	0,06844
[illegible]		50	9,8	0,05623
[illegible]		50	25,6	0,03380

Versuch 31.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

		Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
A	Gesammt-N	25	10	15,9	0,03183
	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	14,6	0,03507
	Ammoniak-N	100	10	9,7	0,04725
B	Gesammt-N	25	10	16,9	0,02935
	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	14,2	0,03606
	Ammoniak-N	100	10	5,1	0,05869
C	Gesammt-N	25	10	22,0	0,01666
	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	21,2	0,01865
	Ammoniak-N	100	10	16,1	0,02885

Versuch 32.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 400 ccm.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
Gesammt-N	25	10	17,1	0,02885
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 20	10	26,8	0,00373
Ammoniak-N	100	10	28,25	0,00112

Versuch 33.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 100 ccm.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
Gesammt-N	25	10	18,05	0,02649
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	26,8	0,00472
Ammoniak-N	100	10	28,3	0,00099

Versuch 34.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200: 50	10	24,1	0,01144
Ammoniak-N	50	10	28,6	0,00025

Versuch 35.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

		Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
A	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	21,8	0,01716
	Ammoniak-N	100 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	28,1	0,00149
B	Gesammt-N	10	10	17,5	0,02785
	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	18,65	0,02499
	Ammoniak-N	100 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	23,0	0,01418
C	Gesammt-N	10	10	28,2	0,00124
	Ammoniak-N	50	10	28,6	0,00025

Versuch 36.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

		Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
A	Ammoniak-N	100 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	28,4	0,00075
B	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	26,5	0,00547
	Ammoniak-N	100 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	28,4	0,00075

Versuch 37.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

	Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	18,0	0,02661
Ammoniak-N	100 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	25,05	0,00908

Versuch 38.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

	Probe ccm	Schwefelsäure ccm	Ammoniaklösung ccm	Stickstoff g
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	25 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	25,35	0,00833
Ammoniak-N	100 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	28,0	0,00174
N im Phosphorwolframsäure-Niederschlag	50 (100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 200)	10	25,05	0,00908

Versuch 39.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

	Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
A Ammoniak-N	50	10	27,15	0,00385
B „	50	10	21,7	0,01741
C „	50	10	20,55	0,02027

Versuch 40.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 100 ccm.

Ammoniak-N	25	10	21,05	0,01903
Ammoniak- und Salpetersäure-N	25	10	6,5	0,05521

Versuch 41.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

A Ammoniak-N	50	10	26,6	0,00522
B „	50	10	25,8	0,00721
C „	50	10	21,55	0,07113

Versuch 42.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

A Gesammt-N	25	10	14,9	0,03432
A N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker: 50	10	15,3	0,03333
A Ammoniak-N	200: 100	10	22,2	0,01617
B Gesammt-N	25	10	15,2	0,03357
B N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker: 50	10	15,3	0,03333
B Ammoniak-N	200: 100	10	21,2	0,01865
C Gesammt-N	25	10	19,2	0,02363
C N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	150 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucher: 50	10	21,5	0,01791
C Ammoniak-N	200: 100	10	19,8	0,02213

Versuch 43.

Volum der von der Pilzdecke abfiltrirten Flüssigkeit 150 ccm.

		Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
1.	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	75 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 50	10	20,45	0,02052
	Ammoniak-N	200 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 100	10	26,8	0,00473
2.	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	50 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 35	10	20,8	0,01965
	Ammoniak-N	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 50	10	27,7	0,00249

d. h. auf 100 ccm der für die Kultur angewendeten Flüssigkeit:

	1.	2.	Durchschnittswerth
N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	0,16414	0,16849	1,16627
Ammoniak-N	0,01890	0,01492	0,01691

Versuch 44.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

		Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
A	Gesammt-N	20	10	12,0	0,04153
	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 50	10	17,3	0,02835
	Ammoniak-N	200 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 100	10	23,9	0,01194
B	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 50	10	16,6	0,93009
	Ammoniak-N	200 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 100	10	23,3	0,01343

Versuch 45.

Volum der von den Pilzdecken abfiltrirten Flüssigkeit 200 ccm.

		Volum der für die Analyse angewendeten Probe ccm	Schwefelsäure genommen ccm	Bei Titrirung Ammoniaklösung verbraucht ccm	Stickstoff gefunden g
A	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 50	10	19,55	0,02276
	Ammoniak-N	200 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 100	10	22,85	0,01455
B	N im Filtrat nach der Fällung mit Tannin und Bleizucker	100 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 50	10	22,9	0,01442
	Ammoniak-N	200 Filtrat nach der Fällung mit Tannin u. Bleizucker 100	10	28,1	0,00149
	Stickstoffbestimmung in Pilzmycelen von Kulturen *A* und *B*:				
	Abgewogene Mycelsubstanz (Trockengewicht)	*A* 0,353 g	10	15,05	0,03395
		B 0,644 g	10	9,5	0,04775

Ueber Regulationserscheinungen im Stoffaustausch.

Von

Alexander Nathansohn.

I. Einleitung.

Seit **Pfeffer's** Untersuchungen über die Aufnahme von Anilinfarben in die lebende Pflanzenzelle[1]) hat man für eine ganze Reihe verschiedenartiger Körper die Fähigkeit, in den Protoplasten einzudringen, constatirt. Zu diesen Untersuchungen bediente man sich theils der plasmolytischen Methode, deren Princip auf der Beobachtung des raschen Rückganges der Plasmolyse in Lösungen von eindringenden Stoffen beruht, theils wurde das Eintreten des zu prüfenden Körpers durch mikrochemische Methoden oder irgendwelche von diesem in der Zelle hervorgerufene Reactionen bewiesen[2]). Gestützt auf umfassende Untersuchungen dieser Art hat **Overton**[3]) sogar eine Erklärung des diosmotischen Verhaltens der Pflanzenzellen zu geben versucht durch die Hypothese, dass die Plasmahaut mit einem Cholesterin-Lecithingemisch durchtränkt sei. Dieses soll über die Aufnahme oder Nichtaufnahme der in der Aussenlösung gebotenen Stoffe nach dem Princip der auswählenden Löslichkeit entscheiden, so, dass die in diesem Gemische löslichen Stoffe die Plasmahaut passiren, den unlöslichen dagegen der Durchtritt verwehrt bleibt.

Aber mit Untersuchungen dieser Art lassen sich die Probleme, welche uns die Mechanik des Stoffaustausches stellt, nicht in er-

---

1) **Pfeffer**, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen, II. Bd. (1886), p. 179.

2) Vergl. die Untersuchungen von **de Vries**, **Klebs**, **Janse** u. A.; cit. bei **Pfeffer**, Pflanzenphysiologie I (2. Aufl. 1897), p. 82 ff.

3) **Overton**, Ueber die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle etc. Vierteljahrsschriften der Naturf. Gesellschaft in Zürich, Bd. 54 (1899), sowie die dort citirten älteren Abhandl. des Verfassers; **idem**, Studien über die Aufnahme von Anilinfarben durch die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV (1900), p. 669 ff.

[illegible] Weise die unwandelbaren [illegible] werden.

[illegible] Verhältnis des [illegible] Lösung und der an- [illegible]

nehmenden Zelle lassen sich mit Hilfe dieses Principes erklären. Das ist vor allem dann nicht möglich, wenn die Abweichungen von den physikalischen Gleichgewichtsverhältnissen sich nicht durch eine Speicherung des gelösten Körpers in der Zelle kund geben, sondern vielmehr dadurch, dass dieser zwar aufgenommen wird, aber nicht bis zur Erreichung des Gleichgewichts eindringt. Auf derartige Verhältnisse müssen wir dann schliessen, wenn z. B. Salze, deren Aufnahme in die Zelle aus stoffwechselphysiologischen Gründen mit Nothwendigkeit gefordert werden darf, in der Plasmolyse doch nicht bis zum Gleichgewicht, d. h. bis zu deren Aufhebung eindringen; das gleiche gilt dann, wenn entstärkte Blätter, auf Glukoselösung gelegt, in ihren Chloroplasten reichlich Stärke bilden, was doch ein Beweis für das Eindringen des Zuckers in die Zellen ist, während bei genügender Concentration der Zuckerlösung die Plasmolyse dennoch bestehen bleibt[1]). Bekannt ist ferner, dass Schimmelpilze auf hochconcentrirten KNO_3- und Na_2SO_4-Lösungen kultivirt, diese Salze nicht bis zur Herstellung des Concentrationsgleichgewichts in den Zellsaft aufnehmen, sondern durch selbstproducirte Stoffe den hohen osmotischen Druck der Aussenlösung äquilibriren[2]); und doch muss etwas von diesen Salzen nothwendiger Weise in die Zellen eindringen, da es sich um Stoffe handelt, die für den Aufbau des Protoplasmakörpers unentbehrlich sind.

Diese und ähnliche Fälle würden sich ungezwungen durch die Annahme erklären lassen, dass dem Protoplasmakörper die Fähigkeit zukommt, die diosmotischen Eigenschaften der Grenzhäutchen, d. h. der Hautschicht und der Vacuolenwand, zu verändern. Freilich lässt sich ein eindeutiger Schluss in dieser Richtung aus den angeführten Thatsachen nicht ziehen: man könnte sich ebenso gut vorstellen, dass in diesen Fällen zwar die äussere Hautschicht für den Zucker oder das dargebotene Salz permeabel ist, nicht aber die Vacuolenwand. Auf diese Weise könnte der dargebotene Stoff zwar in den Plasmakörper, nicht aber in den Zellsaft eindringen, sodass gleichzeitig das Verhalten im Stoffwechsel und in der Plasmolyse durch diese Annahme verständlich wäre. Auf jeden Fall geht schon aus diesen Erwägungen hervor, dass der Protoplasmakörper über Mittel zur Regulation des Stoffaustausches

1) Pfeffer, l. c., p. 310.

2) v. Mayenburg, Lösungsconcentration und Turgorregulation bei den Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI (1901), p. 390 ff.

verfügt, die noch nicht genügend präcisirt wurden, und es erschien daher wünschenswerth, die Behandlung der einschlägigen Fragen von diesem Standpunkte aus vorzunehmen.

Aber auch die Speicherung gelöster Körper im Zellsafte in Concentrationen, die höher sind, als diejenige der Aussenlösung, ist noch nicht in allen Fällen genügend aufgeklärt[1]). Bei der Speicherung der Anilinfarben, und in allen Fällen, in denen die Anhäufung nach dem gleichen Principe erfolgt, handelt es sich um scheinbare Abweichungen von den physikalischen Gleichgewichtsverhältnissen: in Bezug auf den aus dem Aussenmedium eindringenden Körper herrscht thatsächlich Gleichgewicht, während durch eine geringere oder grössere Metamorphose desselben im Innern der Zelle die Ursache zur Anhäufung des Umwandlungsproductes gegeben ist. Wenn es aber ohne derartige Umwandlung zur Speicherung des eintretenden Stoffes im Zellsafte kommt, sodass dieser schliesslich von der verdünnteren Lösung ausserhalb zur concentrirteren innerhalb der Zelle übergeht, entgegen den Gesetzen der Diffusion, so ist das nur dann möglich, wenn der Protoplasmakörper durch active Arbeitsleistung die osmotischen Kräfte in irgend welcher Weise zu überwinden vermag. Eine derartige Stoffaufnahme unter directer Arbeitsleistung gegen den osmotischen Druck ist zwar im Pflanzenreiche bisher mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen worden. Man könnte aber wohl bei der noch nicht hinreichend erklärten Speicherung von Nitraten, Phosphaten u. s. w.[2]) an derartige Vorgänge denken, um so mehr, als die thierische Physiologie eine grosse Anzahl von Fällen dieser Art kennt, und wir ja auch in der Pflanze z. B. bei der Erzeugung des Blutungsdruckes eine unter Arbeitsaufwand sich abspielende Wassersecretion constatiren können, die schliesslich auch nichts anderes als einen speciellen Fall des Stoffaustausches darstellt.

Doch davon soll später noch die Rede sein; wir wollen zunächst im folgenden Abschnitt die Methodik unserer Versuche darlegen, welche sich mit den hier angedeuteten Problemen befassen.

---

1) Vergl. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen. Abhandl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. 16 (1890), p. 279 ff.

2) Vergl. Frank, Ueber Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in den [Pflan]zen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 5 (1887), p. 472; Molisch, Ueber Beziehungen zwischen anorganischen Stickstoffsalzen und der Pflanze. Sitzber. d. [Ak]ad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl., Bd. 95 (1887), p. 221.

II. Principien und Ausführung der Methoden.

Das Ziel unserer Untersuchung war, festzustellen, inwiefern der Protoplasmakörper befähigt ist, ungleichmässige Vertheilung eines gelösten Stoffes zwischen Aussenlösung und Zellsaft durch einen activen Eingriff in den Vorgang des Austausches selbst zu bewirken, sei es, dass dieser vor Erreichung des physikalischen Gleichgewichtes unterbrochen wird, oder darüber hinaus unter Arbeitsaufwand seitens des Protoplasmas fortdauert.

Als gegebenen Weg für diese Untersuchung bietet sich die vergleichende quantitative Bestimmung des fraglichen Stoffes in den beiden Flüssigkeiten dar. Die methodische Schwierigkeit liegt in diesem Falle darin, dass durch eine ganze Reihe von Umständen die Ursachen für Concentrationsdifferenzen in dem ausgepressten Safte des Versuchsobjectes und der Aussenlösung gegeben sind, die jedoch nicht auf einem unmittelbaren Eingriff des lebenden Protoplasmas in den Vorgang des Stoffaustausches beruhen, und keine wirklichen Abweichungen von den physikalischen Gleichgewichtsverhältnissen darstellen. Auf die Besprechung aller dieser Fälle, die für die Kritik unserer Experimente wichtig sind, müssen wir zunächst ausführlich eingehen, und werden uns dann bei der Mittheilung der Versuchsergebnisse selbst um so kürzer fassen können.

In erster Linie ist hier die Speicherung im Zellsafte nach dem Princip der Anilinfarbenaufnahme zu berücksichtigen. Sie beruht, wie wir sahen, allgemein gesagt auf einer Veränderung des Molecularzustandes der gespeicherten Substanz. Wir müssen uns demnach in Fällen von Speicherung zu überzeugen suchen, dass der betreffende Stoff in der Zelle wirklich in derselben Form gelöst ist, in der er sich uns beim Analysiren darbietet, und nicht erst durch die mit der Gewinnung des Presssaftes und mit der Analyse verbundenen Operationen in diese Form gebracht wurde.

Da wir aber nicht im Stande sind, den Zellsaft völlig getrennt von den im Protoplasmakörper selbst gelösten Stoffen zu erhalten, müssen wir auch die Eventualität der Speicherung in dem letzteren ins Auge fassen. Diese könnte nun möglicher Weise auch ohne vorherige chemische Aenderung nach dem Gesetz der Vertheilung eines gelösten Körpers zwischen zwei Lösungsmitteln stattfinden. Auf die hohe Bedeutung dieses Principes für die Physiologie und

etwas Analoges vor uns haben, wie in dem Falle der Farbstoffspeicherung im Zellsaft.

Dabei darf aber nicht vergessen werden, dass durch die Annahme eines solchen Speicherungvermögens im Protoplasma eine Anhäufung gelöster Körper in dem von ihm umschlossenen wässerigen Zellsaft nicht erklärt werden kann. Denn jenes Vermögen beruht eben darauf, dass eine höhere Concentration im Protoplasma im Diffusionsgleichgewicht steht mit einer niedrigeren Concentration in wässeriger Lösung, und das gilt natürlich in gleicher Weise nach der Seite des Zellsaftes hin, wie nach der Aussenflüssigkeit, sodass das Gleichgewicht zwischen diesen bei den wässerigen Lösungen von der Concentration im dazwischenliegenden Protoplasmakörper in keiner Weise beeinflusst wird.

Wir müssen aber auch daran denken, dass der Zellsaft nicht aus reinem Wasser besteht, sondern eine ganze Reihe von Stoffen gelöst enthält, und haben uns zu fragen, ob dieser Umstand nicht geeignet ist, zu Concentrationsdifferenzen mit der Aussenlösung im Sinne des Vertheilungsgesetzes führen.

Da diese, wie wir sahen, durch die verschiedene Löslichkeit eines Stoffes in beiden Lösungsmitteln herbeigeführt werden, haben wir unser Augenmerk auf die Verschiebung der Löslichkeit eines Stoffes durch die im Zellsaft gelösten Körper zu richten.

In erster Linie wirken die gelösten Körper nach Maassgabe des molecularen Volumens, welches sie in der Lösung einnehmen, herabsetzend auf die Löslichkeit anderer Stoffe[1]). Sofern sich noch weitergehende Wirkungen geltend machen, sind sie auf irgendwelche störende Einflüsse, herbeigeführt durch chemische Wechselwirkung etc., zurückzuführen (vergl. das oben über die Speicherung im Protoplasma durch erhöhte „Lösungsaffinität" Gesagte). Für uns kommen hauptsächlich diejenigen Erscheinungen in Betracht, welche durch die Dissociation gelöster Salze herbeigeführt werden.

Nernst (l. c.) hat die Theorie dieser Beeinflussungen entwickelt und sie in concreten Fällen bestätigt gefunden. Es ergiebt sich als allgemeines Resultat, dass die Löslichkeit eines Salzes durch die gleichzeitige Anwesenheit eines anderen mit einem gemeinsamen Ion vermindert wird. So fand sich z. B., dass die Löslichkeit des Silberacetates durch Zusatz sowohl von Silbernitrat als

1) Vergl. Nernst, Ueber die gegenseitige Beeinflussung der Löslichkeit von Salzen. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. IV (1889), p. 372 ff.

von Natriumacetat herabgesetzt wird, weil diese Salze mit dem erstgenannten je ein gemeinsames Ion haben und in wässeriger Lösung stark dissociirt sind; dagegen waren äquivalente Zusätze der nur schwach dissociirten Essigsäure dementsprechend nur wenig wirksam.

Da ähnliche Verhältnisse in unseren Versuchen eintreten können, haben wir diesem Punkte Berücksichtigung zu schenken.

Es ergeben sich aus diesen Betrachtungen folgende Gesichtspunkte für die Kritik, die wir anzuwenden haben, wenn wir beobachten, dass für bestimmte Stoffe Concentrationsdifferenzen zwischen dem ausgepressten Safte und der Aussenlösung bestehen.

Unter allen Umständen ist festzustellen, ob die Concentrationsdifferenz nicht daher rührt, dass der in Rede stehende Körper im Protoplasma gespeichert war und sich im Zellsafte entweder gar nicht oder im Concentrationsgleichgewicht mit der Aussenlösung befand; denn wir sahen, dass eine derartige Speicherung durch die besonderen Lösungsverhältnisse im Protoplasma bedingt sein kann. Ein Weg, der hier unter Umständen zum Ziele führt, ist die Messung des osmotischen Druckes, welcher dem Presssafte zukommt, und zwar auf Grund folgender Ueberlegung: wir wissen, dass der Zellsaft zur Erhaltung des Turgors im Organismus einen etwas höheren osmotischen Druck besitzen muss, als die Aussenlösung. Die Differenz bezeichnen wir als den osmotischen Ueberdruck. Wäre nun der in Rede stehende Stoff ganz oder zum Theil im Protoplasma gespeichert, so würde er dadurch, dass er beim Auspressen gleichfalls im Presssafte in Lösung geht, dessen osmotischen Werth steigern, und der letztere würde nunmehr gleich sein dem osmotischen Druck der Aussenlösung, vermehrt um denjenigen des im Plasma gelösten Körpers, und ausserdem um den osmotischen Ueberdruck der Zelle. Erweist sich nun der thatsächlich gemessene osmotische Werth des Presssaftes kleiner als die Summe der beiden ersten oben genannten Grössen, dann sind wir sicher, dass wenigstens nicht die Gesammtmenge des in Rede stehenden Stoffes im Protoplasma gespeichert war, und dass demgemäss wenigstens ein Theil, dessen Minimum wir anzugeben vermögen, im Zellsafte gelöst war. Bei Objekten, die einen Vergleich des osmotischen Werthes des Presssaftes mit dem plasmolytisch gemessenen Salpeterwerthe der Zellen zulassen, würden wir die Anwendung dieser Kritik noch exacter gestalten können.

Hat sich bei dieser Prüfung ergeben, dass unzweifelhaft eine Concentrationsdifferenz zwischen Zellsaft und Aussenlösung besteht, so ist in zweiter Linie zu prüfen, ob diese Differenz nicht in den Wirkungen des Vertheilungsgesetzes begründet ist. Sofern dies nicht in Anbetracht irgend welcher Umstände von vornherein als ausgeschlossen zu erachten ist, kann gemäss dem, was wir über den Zusammenhang zwischen Vertheilung und Löslichkeit erfuhren, diese Frage auf Grund vergleichender Löslichkeitsbestimmungen des in Rede stehenden Körpers im Zellsafte und im Aussenmedium entschieden werden.

Für eine Kategorie von Fällen wäre hiermit die Discussion bereits erledigt. Wo nämlich die Concentrationsdifferenz dadurch zustande kommt, dass ein in der Aussenlösung dargebotener Stoff in die Zelle aufgenommen wird, ohne bis zur Erreichung des Gleichgewichtes einzudringen, da kommt eine Veränderung des Molecularzustandes innerhalb der Zelle als Ursache der Erscheinung nicht in Frage; denn durch eine solche kann wohl eine Stoffanhäufung erzielt werden, nicht aber eine Herabsetzung der Concentration im Innern. Das Gleiche gilt natürlich auch für Fälle, in denen ein Stoff nach aussen ausgeschieden wird, obwohl er in der Aussenlösung in höherer Concentration vorhanden ist, als im Innern, so dass unter Arbeitsaufwand der gelöste Stoff vom Orte niederer zu demjenigen höherer Concentration übergeht.

Sofern aber sich im Zellsaft ein diosmirender Körper in höherer Concentration vorfindet, als in der Aussenlösung, mag das nun die Folge einer unvollständigen, vor Erreichung des Gleichgewichtes unterbrochenen Exosmose, oder einer Aufnahme unter Speicherung sein, so muss die Frage discutirt werden, ob sich der in Rede stehende Stoff im Innern der Zelle in demselben Zustande befindet wie in der Aussenlösung.

Hiermit wären die allgemeinen Gesichtspunkte gegeben, nach welchen die im folgenden darzustellenden Versuche ausgeführt und verwerthet wurden; es erübrigt noch, einige Worte über Versuchsobjekt und Technik hinzuzufügen.

Als Object diente mir *Codium tomentosum*, eine Pflanze, die sich für unseren Zweck in hervorragendster Weise geeignet erwies. Die Möglichkeit, jederzeit genügende Quantitäten von Untersuchungsmaterial zu bekommen, sowie die Leichtigkeit der Gewinnung des Presssaftes tragen dazu bei; vor allem aber die ungewöhnliche Widerstandsfähigkeit des Objectes. Während empfindliche Meeresalgen bereits bei relativ geringen Concentrationsschwankungen zu Grunde gehen, kann *Codium tomentosum* u. a. in isotonische Lösungen von $NaNO_3$ ohne Schaden übertragen werden. Die Widerstands-

fähigkeit fand ich am grössten in den Frühjahrsmonaten März und April, doch lässt sich auch zu allen anderen Jahreszeiten gut experimentiren. Das nahe verwandte *Codium elongatum* erwies sich als beträchtlich empfindlicher. Die Versuchsobjecte wurden in Glasgefässen von 3—4 Liter Inhalt kultivirt; die Menge wurde so gewählt, dass sie meistens etwa den zehnten Theil der angewandten Flüssigkeitsmenge betrug. Der Wechsel derselben wurde in den einzelnen Versuchsreihen nach Bedürfniss in verschiedener Weise vorgenommen; näheres hierüber findet sich bei deren specieller Beschreibung.

Den Presssaft gewann ich in der Weise, dass ich die Objecte in einem Porzellanmörser verrieb und mit Hülfe von Leinwandstücken auspresste. Natürlich besteht die auf diese Weise erhaltene Flüssigkeit nicht nur aus dem Inhalte der Zellen, sondern enthält zum Theil auch das Imbibitionswasser der Zellwände. Doch ist dessen Menge bei der bedeutenden Grösse der Zelllumina ausserordentlich gering, und zudem ist zu berücksichtigen, dass durch den hieraus entspringenden Fehler die Concentrationsdifferenz zwischen der Aussenflüssigkeit und dem Zellsafte geringer erscheinen wird, als sie thatsächlich ist, denn wir dürfen für das Imbibitionswasser eine der Aussenlösung identische Zusammensetzung annehmen[1]); in unseren Versuchen kommen aber hauptsächlich diejenigen Fehlerquellen in Betracht, die eine Vergrösserung dieser Differenz herbeiführen. Sollte aber in den Zellmembranen die Ursache für eine Speicherung irgend eines Stoffes gegeben sein, so müsste sich das auf dieselbe Weise zu erkennen geben, wie die Speicherung im Plasma. Uebrigens werden an entsprechenden Stellen die möglichen, aus der Beimischung des Imbibitionswassers entspringenden Fehler Berücksichtigung finden.

Der Presssaft wurde durch Centrifugiren von den suspendirten Chloroplasten etc. befreit, und in der klaren Flüssigkeit die weiteren Bestimmungen vorgenommen.

Die Menge der Chloride ermittelte ich durch Titration in saurer Lösung mittelst Silbernitrat- und Rhodanammonlösung nach der Methode von Volhard. Die Mohr'sche Methode ergab etwas zu hohe Werthe in Folge der Speicherung geringer Phosphatmengen in der Zelle. Zu jeder Chloridbestimmung verwandte ich je 2 ccm Presssaft, denen ich 10 ccm (wenn nöthig 15 ccm) $^{1}/_{10}$ $AgNO_3$-Lösung hinzufügte, worauf der Ueberschuss mit $^{1}/_{10}$ Rhodanammonlösung ermittelt wurde. Die Bestimmungen waren mit diesen Mengen so genau, als es die durch geringe individuelle Verschiedenheiten im Material bedingten Schwankungen erlaubten.

Die Salpeterbestimmungen wurden nach der Methode von Schulze-Tiemann[2]) durch Reduction mit Eisenchlorür und gasometrische Bestimmung des entwickelten Stickoxydes ausgeführt. Dazu musste aber der Presssaft zuvor enteiweisst werden, weil er sonst beim Kochen zu stark überzuschäumen pflegte. Zu diesem Zwecke wurde er schwach angesäuert (die geringe Verdünnung durch einen Tropfen conc. Essigsäure von etwa $^{1}/_{20}$ ccm auf 10 ccm Flüssigkeit konnte vernachlässigt werden) und in verschlossenen Röhrchen durch Eintauchen in ein auf 100° erhitztes Wasserbad erwärmt. Nach dem Erkalten wurde vom Coagulum abfiltrirt, und nach Abstumpfen der Säure mit 5 ccm die Salpeterbestimmung ausgeführt. Ueber die gelegentlich benutzten sonstigen Methoden der Analyse findet sich Näheres am entsprechenden Orte.

Die Bestimmung des osmotischen Werthes der ausgepressten Flüssigkeit geschah nach der in der thierischen Physiologie häufig angewandten Methode der Gefrierpunktsbestimmung mit Hülfe eines Beckmann'schen Apparates.

---

1) Vergl. Hofmeister's Untersuchungen über Quellung von Leim- und Agarplatten in Salzlösungen (l. c.).

2) Tiemann u. Gärtner, Untersuchung des Wassers (1889), p. 170 ff.

III. Ueber die Regulation der Permeabilität.

A. Die Aufnahme von Nitraten in die Zelle.

Als den Grundversuch der im folgenden mitzutheilenden Versuchsreihen möchte ich den bezeichnen, in welchem das Object aus dem Meerwasser in eine Lösung von $NaNO_3$ übertragen wird, also eines Körpers, der in jenem nur in verschwindend geringen Mengen vorhanden ist. Würde sich das Protoplasma gegenüber Stoffen, für die es durchlässig ist, wie eine leblose Diffusionsmembran verhalten, so müsste ein vollständiger Austritt der im Zellsaft gelösten anorganischen Salze stattfinden, die ja bei der Aufnahme aus dem Meerwasser das Protoplasma passiren mussten, und der Salpeter, für den es sich gleichfalls als durchlässig erweist, würde bis zur Erreichung des Concentrationsgleichgewichtes eindringen. Das findet nun nicht statt: der Austausch der Salze wird, nachdem er sich zum Theil vollzogen hat, unterbrochen. Somit bietet dieser Fall einen günstigen Angriffspunkt für die in den vorstehenden Ausführungen aufgeworfenen Fragen, zu deren Erledigung die Experimente in mannigfacher Weise variirt werden mussten. Am wichtigsten ist in dieser Beziehung das Verhalten des eintretenden Körpers, weil hier, wie aus den methodischen Erörterungen hervorgeht, eine Fehlerquelle, die sonst schwer zu eliminiren ist, von selbst in Wegfall kommt: nämlich die Veränderungen, denen der Stoff innerhalb der Zelle unterliegt; diese könnten wohl eine Speicherung, nicht aber, wie im vorliegenden Falle, eine Hemmung der Aufnahme vor Erreichung des Gleichgewichtes herbeiführen.

Die Controlle der Salpeteraufnahme erfolgte durch NO_3-Bestimmungen. In Anbetracht der Dissociationsverhältnisse gelöster Salze ist es geboten, hieran einige Bemerkungen zu knüpfen. Wir dürfen nämlich schon aus rein physikalischen Gründen nicht die absolute Uebereinstimmung der NO_3-Werthe zu beiden Seiten der Membran erwarten, und die Verhältnisse können sich etwas verschieden gestalten, je nachdem diese nur für die undissociirten Antheile, oder nur für die Ionen, oder endlich für beide Theile des Salzes permeabel ist.

Das liegt daran, dass, wie wir bereits erwähnten, der Austausch ein unvollständiger bleibt, und die im Zellsaft gelösten anorganischen Salze zum Theil auch in den in $NaNO_3$-Lösung verweilenden Objecten zurückgehalten werden. Dieser Umstand kann nun seinerseits auf das Verhalten des eintretenden Nitrates von Einfluss sein.

Ist die Membran für das Salz in seinen beiden Antheilen durchlässig, so würde sich physikalisch das Gleichgewicht zwischen Zellsaft und Aussenlösung sowohl in Bezug auf die dissociirten, als auf die undissociirten Antheile erstrecken. Ausserdem würden sich aber die NO_3-Ionen noch auf die übrigen im Zellsafte gelösten Basen vertheilen, und es wäre somit ein Grund zur Speicherung gegeben.

Anders könnten sich die Verhältnisse gestalten, wenn die Permeabilität sich nur auf die undissociirten $NaNO_3$-Molecüle erstreckte. Concentrationsgleichheit zu beiden Seiten der trennenden Membran würde nur in Bezug auf diese eintreten, während die Menge der Ionen auf jeder Seite den Dissociationsbedingungen entsprechend eine andere sein würde. Bestände der Zellsaft vorwiegend aus einer Lösung anderer Na-Salze, so würde die Menge der NO_3-Jonen und somit die gesammte Salpetersäuremenge im Innern entsprechend geringer ausfallen. Uebrigens kann dieser Einfluss, da es sich um verdünnte Lösungen stark dissociirter Salze handelt, nur ein geringer sein.

Wäre die Membran aber nur für das NO_3-Ion, nicht aber für das Na-Ion und das undissociirte Salz durchlässig, so könnte ein Eintritt von NO_3 nur nach Maassgabe des Austrittes anderer Anionen stattfinden, so dass ein wechselseitiger Ersatz einträte. Auf diesen Punkt wird besonders zu achten sein.

Um die Permeabilität für Salpeter zu prüfen, begann ich mit Versuchen über das Verhalten des Objectes in Lösungen von 0,5 %—1 % $NaNO_3$ in Seewasser. Geringer konnten die Concentrationen nicht gewählt werden, weil die Alge, wie schon jetzt beiläufig erwähnt sei, oft Salpeter in beträchtlicher Menge — bis zu 0,3 % $NaNO_3$ — gespeichert enthält. Um Steigerung des osmotischen Druckes, gegen welche das Object sich mitunter empfindlich erweist, zu vermeiden, verdünnte ich das Seewasser, und zwar bei Auflösung von 0,5 % $NaNO_3$ mit 10 %, von 1 % $NaNO_3$ mit 20 % Wasser. Am Ausfall der Experimente ändert dies, wie ich mich überzeugte, principiell nichts, erhöht aber durch Vermeiden der Schädigung die Regelmässigkeit der Resultate, die in der Tabelle auf folgender Seite zusammengestellt sind. Der Wechsel der Lösungen erfolgte einmal, und zwar zwölf Stunden nach Beginn des Versuches.

Es geht aus diesen Resultaten hervor, dass bereits nach zwölf Stunden in den Versuchen mit 0,5 %iger Lösung gegen 50 %, in denen mit 1 %iger mehr als 40 % des in der Aussenlösung gebotenen Nitrates eingedrungen sind; während der folgenden 12 Stunden findet meist noch eine leichte Steigerung des Nitratgehaltes statt, die vielleicht nur auf die mit dem Wechsel der Lösung verbundene Erhöhung der Concentration im Aussenmedium zurückzuführen ist. Sodann sehen wir aber den Salpetergehalt der Objecte während etwa 4 Tagen innerhalb sehr geringer Grenzen schwanken; eine merkliche Aufnahme findet in diesem Zeitraume nicht statt. Abweichungen in einzelnen Fällen, wie z. B. in der zweiten Bestimmung des Versuches Nr. 5, dürfen bei den individuellen Verschiedenheiten, die jedes lebende Object aufweist, nicht überraschen.

Tabelle I.

Aufnahme von NO_3 aus Lösungen von 0,5 % und 1 % $NaNO_3$.

V_0 in der 4. Spalte bedeutet das auf Normal-Druck und Temperatur reducirte NO-Volumen, das durch Reduction von 5 ccm des Presssaftes erhalten wurde. Die Bezeichnungen der übrigen Columnen bedürfen keiner Erläuterung.

Nummer	Concentration der Aussenlösung in % $NaNO_3$	Zeitintervall zwischen Beginn des Versuches und Ausführung der Bestimmung	V_0	Concentration des Presssaftes in % $NaNO_3$	Concentration des Presssaftes, ausgedrückt in Procenten der Aussenconcentration
1	0,5	1 Tag	3,6	0,26	52
		2 Tage	3,6	0,26	52
		3 "	3,6	0,26	52
		4 "	3,8	0,28	56
2	0,5	12 Stunden	3,3	0,23	46
		1 Tag	3,7	0,28	56
		2 Tage	3,7	0,28	56
		3 "	3,7	0,28	56
		6 "	4,4	0,33	66
		10 "	4,5	0,34	68
3	0,5	12 Stunden	3,7	0,28	56
		1 Tag	4,1	0,31	62
		2 Tage	3,9	0,29	58
4	1,0	1 Tag	5,5	0,42	42
		2 Tage	5,6	0,42	42
		3 "	5,6	0,42	42
		5 "	5,8	0,44	44
		10 "	7,1	0,54	54
		28 "	7,3	0,56	56
5	1,0	12 Stunden	5,7	0,43	43
		1 Tag	6,4	0,49	49
		2 Tage	5,7	0,43	43
		3 "	5,6	0,42	42
		5 "	5,8	0,44	44
6	1,0	12 Stunden	5,8	0,44	44
		1 Tag	6,5	0,49	49
		2 Tage	6,4	0,49	49
		3 "	6,4	0,49	49
		4 "	6,3	0,48	48
		5 "	6,4	0,49	49

Beobachten wir die Objecte etwas längere Zeit, so können wir nach etwa 6 Tagen eine leichte Steigerung des Nitratgehaltes im Presssafte wahrnehmen; aber auch diese führt in absehbarer Zeit nicht zur Herstellung des Gleichgewichtes; so finden wir in

Versuch 2, dass der Nitratgehalt sich zwischen dem sechsten und zehnten Tage wiederum nicht vermehrt hat, und in Versuch 4 nach 28 Tagen derselbe geblieben ist, wie nach 10 Tagen.

Vergleichen wir mit diesen Resultaten den Gang der Diffusion, wie er sich bei constant bleibenden Eigenschaften der Diffusionsmembran gestalten würde. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist proportional einer Constanten, die von den Eigenschaften des gelösten Stoffes und der Membran abhängig ist und der jeweiligen, während der Diffusion stetig abnehmenden Concentrationsdifferenz zu beiden Seiten der Membran. Ohne die sich hieraus ergebende Formel weiter zu entwickeln, will ich anführen, dass das Verhältniss der Concentrationsdifferenzen zu Anfang und zu Ende eines bestimmten Zeitintervalls nur von dessen Dauer, nicht aber von der Grösse der ursprünglichen Differenz abhängig ist. Es ergiebt sich hieraus, dass, wenn während zwölf Stunden die Concentrationsdifferenz auf die Hälfte sinkt, sie nach 24 Stunden $^1/_4$, nach 48 Stunden $^1/_{16}$ des ursprünglichen Werthes betragen würde. Daraus geht hervor, dass, wenn auch nach einiger Zeit der Nitratgehalt wieder etwas anzusteigen beginnt, dies unter veränderten Diffusionsbedingungen geschieht.

Gehen wir nunmehr zur Besprechung der Versuche über, welche mit Anwendung von Lösungen von 3%—5% $NaNO_3$ angestellt wurden. Die Ergebnisse sind im wesentlichen die gleichen, wie in der vorigen Reihe; doch ist es nicht zu verwundern, dass bei diesem energischen Eingriff die individuellen Schwankungen etwas grösser ausfielen. Auch trat hier die beginnende Steigerung des Salpetergehaltes nach einer Periode der Constanz etwas früher ein. Ueber die Ausführung der Versuche ist zu bemerken, dass hier aus später zu erörternden Zweckmässigkeitsgründen ein Wechsel der Lösung unterblieb; diese wurden annähernd 3-, 4- und 5%ig hergestellt (meist etwas stärker), und nach 12 Stunden der $NaNO_3$-Gehalt ermittelt.

Die Einrichtung der auf folgender Seite mitgetheilten Zahlentabelle entspricht der ersten. Im einzelnen ist daraus ersichtlich, dass nach 12 Stunden ein der Aussenconcentration annähernd proportionaler Nitratgehalt im Presssafte vorgefunden wird; der Bruchtheil ist etwa derselbe, den wir in den Versuchen mit der 1%igen Lösung fanden, und liegt zwischen 40% und 50%. Während 48 Stunden erhält sich der Gehalt mit Schwankungen, die nach beiden Richtungen hin gleichmässig vertheilt sind, auf derselben

Höhe; sodann beginnt er wieder ganz langsam anzusteigen; doch wird auch hier, so lange die Objecte lebendig und bei voller Turgeszenz sind, kein Ausgleich der Concentration herbeigeführt.

Tabelle II.

Aufnahme von NO_3 aus Lösungen von 3 %—5 % $NaNO_3$.

Nummer	Concentration der Aussenlösung nach 12 Stunden in % $NaNO_3$	Zeitintervall zwischen Beginn des Versuches und Ausführung der Bestimmung	V_0	$NaNO_3$-Concentration des Presssaftes in % $NaNO_3$	$NaNO_3$-Concentration des Presssaftes, ausgedrückt in Procenten der Aussenconcentration
1	2,91	12 Stunden	18,1	1,36	48 %
		24 „	18,7	1,42	
		3 Tage	20,0	1,52	
		5 „	21,6	1,64	
		8 „	23,2	1,76	
2	3,84	12 Stunden	21,2	1,61	43 %
		24 „	24,3	1,85	
		36 „	24,3	1,85	
		48 „	21,8	1,66	
3	3,82	12 „	21,0	1,60	42 %
		24 „	20,6	1,56	
4	3,92	12 „	22,4	1,72	44 %
		24 „	22,8	1,74	
5	4,83	12 „	30,0	2,28	47 %
		24 „	29,3	2,23	
		48 „	30,1	2,29	
6	4,76	12 „	27,5	2,09	43 %
		24 „	27,2	2,07	
		48 „	30,2	2,30	
		3 Tage	28,0	2,13	
		4 „	31,8	2,42	
7	4,90	12 Stunden	28,2	2,16	43 %
		24 „	27,7	2,11	
8	4,85	12 „	27,0	2,05	41 %
		24 „	26,0	1,98	
		48 „	27,8	2,11	
9	4,78	12 „	25,6	1,95	
		24 „	26,4	2,01	42 %
		36 „	26,3	2,00	
		48 „	26,5	2,01	

Wir haben uns nun der Discussion der Resultate nach den in dem methodischen Theil entwickelten Principien zuzuwenden.

nach sind zwei Fragen aufzuwerfen: ob der Salpeter überhaupt in den Zellsaft eindringt, und nicht etwa im Protoplasmakörper selbst gespeichert, am Eintritt in die Vacuole aber durch die Impermeabilität der Vacuolenhaut gehindert wird. Kommen wir zu dem Schlusse, dass thatsächlich eine Aufnahme in den Zellsaft stattfindet, so haben wir weiter zu untersuchen, ob etwa in der Zusammensetzung des Zellsaftes Bedingungen für ungleiche Vertheilung des Salpeters gegeben sind.

Das Verhalten der Objecte in den concentrirteren Salpeterlösungen macht von vornherein die Annahme höchst unwahrscheinlich, dass das gesammte, im Presssafte gefundene Nitrat dem Protoplasmakörper entstammt. Denn um in jenem eine Concentration von 2 % zu erzeugen, müsste es bei der Dünne des Protoplasmaschlauches in einer Menge angehäuft sein, die 50 % des Wassers sicher noch übertrifft. Wenn an eine derartige Anhäufung kaum gedacht werden kann, so ist volle Sicherheit doch wünschenswerth, und ich theile im folgenden die Ergebnisse der ausgeführten Bestimmungen des osmotischen Druckes mit.

Wäre das Nitrat total im Plasma gespeichert, so müsste im Falle einer 5proc. Aussenlösung dem Presssafte der osmotische Druck dieser Flüssigkeit, vermehrt um den der gespeicherten 2 % $NaNO_3$ — insgesammt also einer 7proc. $NaNO_3$-Lösung — entsprechen, wozu ausserdem noch der Werth des osmotischen Ueberdruckes der Zelle käme, da die Objecte normale Turgescenz aufweisen. Für die hier in Betracht kommenden Differenzen liefert die Methode der Gefrierpunkterniedrigung absolut sichere Ergebnisse [1]).

Als Gefrierpunkt des Meerwassers fand ich $\Delta = -2{,}11^0$ bis $-2{,}05^0$; dem normalen osmotischen Ueberdruck der Alge entsprach eine weitere Depression des Gefrierpunktes um $0{,}18^0$ bis $0{,}20^0$, sodass für den Presssaft sich demgemäss ergab $\Delta = -2{,}30^0$ bis $2{,}35^0$.

Als Gefrierpunkt der 5proc. Salpeterlösung ergab sich $-1{,}89^0$. Wäre die gesammte Salpetermenge im Plasma gespeichert, so müssten wir als Gefrierpunkt des Presssaftes erhalten etwa $\Delta = -(2{,}65^0 + 0{,}19^0) = -2{,}84^0$ (entsprechend dem osmotischen Druck der 7proc. $NaNO_3$-Lösung, und dem Werthe des osmo-

1) Zur Kritik dieser Methode vergl. Heidenhain, Neue Versuche über die Aufsaugung im Dünndarm. Pflüger's Archiv, Bd. 56 (1894), p. 587 ff.

tischen Ueberdruckes). Thatsächlich aber fand sich $\Delta = -2{,}03^\circ$; die Differenz betrug also hier 0.14°, und wird wohl in ihrer Gesammtheit dem osmotischen Druck zuzuschreiben sein. Derartige Messungen habe ich wiederholt ausgeführt; die Differenzen schwankten zwischen dem angegebenen Werthe und 0,23°.

Wenn nun auf diese Versuche hin auch nicht das absolute Fehlen einer Nitratspeicherung im Plasma behauptet werden kann, so sind wir jedoch sicher, dass in unseren Versuchen der weitaus grösste Theil des Salpeters in den Zellsaft aufgenommen wird. Es besteht somit auf jeden Fall eine Concentrationsdifferenz zwischen diesem und der Aussenlösung, und wir sehen uns nunmehr vor die Frage gestellt, ob in dessen Zusammensetzung die Ursachen für ungleiche Vertheilung liegen.

Ausgeschlossen ist es, dass in unseren Versuchen das Gleichgewicht zwischen den undissociirten $NaNO_3$-Molecülen hergestellt wird, die Differenz aber durch ungleiche Dissociation diesseits und jenseits der Plasmamembran zu Stande kommt, und durch Impermeabilität derselben für die Ionen erhalten wird. Dazu sind die beobachteten Differenzen bei weitem zu gross. Da z. B. in einer 5 proc. $NaNO_3$-Lösung etwa 30°/₀ der Molecüle nicht dissociirt sind, so müsste zunächst durch deren Aufnahme in den Zellsaft bis zur Erreichung des Gleichgewichtes die $NaNO_3$-Concentration in jenem die Höhe von 1.5°/₀ erreichen; somit würde nur noch 0,5°/₀—0.6°/₀ auf die NO_3-Ionen entfallen, d. h. der dissociirte Antheil des Salzes würde im Innern der Zelle auf 25°/₀ bis 30°/₀ von dessen Gesammtconcentration sinken, also um 40°/₀—45°/₀ kleiner sein als in Wasser; eine derartige Verminderung der Dissociation durch die im Zellsafte gelösten Salze liegt ausser dem Bereiche jeder Möglichkeit[1].

In zweiter Linie haben wir uns den Einfluss etwaiger Ungleichheiten der Löslichkeit des Salpeters im Zellsafte und in der Aussenflüssigkeit vor Augen zu halten: diese könnten im Sinne des Vertheilungsgesetzes Differenzen in der Concentration zu beiden Seiten der trennenden Membran hervorrufen. Zur Erledigung dieser Frage wurden, gemäss den oben dargelegten Principien, vergleichende Löslichkeitsbestimmungen des Salzes im ausgepressten Safte und in der Aussenflüssigkeit vorgenommen. Einmal verglich ich die Löslichkeit von $NaNO_3$ im Presssafte von Objecten, die in etwa 5°/₀ $NaNO_3$-Lösung verweilt hatten, mit der in reinem Wasser, das andere Mal von solchen aus einer Lösung von 0,5°/₀ $NaNO_3$ in 90°/₀ Seewasser + 10°/₀ Leitungswasser mit der entsprechenden Aussenflüssigkeit. Es wurden je 10 ccm der zu prüfenden Flüssigkeit in Reagensröhrchen mit einem Ueberschusse des Salzes genügend geschüttelt und in ein Wasserbad von 20° getaucht. Nach einiger Zeit verdünnte ich je 5 ccm jeder Lösung

---

1) Zur Illustration dessen sei darauf hingewiesen, dass der Dissociationscoefficient einer 5 proc. $NaNO_3$-Lösung nur um 4°/₀ kleiner ist als der einer 3 proc.; die gleiche Depression, wie der Zusatz von 2°/₀ $NaNo_3$, würde ungefähr derjenige der äquivalenten $NaCl$-Menge, also 1,42°/₀, zur 3 proc. $NaNO_3$-Lösung hervorrufen, da beide Salze annähernd gleich stark dissociirt sind.

auf 150 ccm und führte mit 5 ccm jeder Verdünnung die NO_3-Bestimmung aus. Ich lasse die Resultate folgen.

I. Gemisch von 90% Seewasser + Leitungswasser: V_0 aus 5 ccm der Verdünnung . . . . = 23,5; Löslichkeit 53,4%.
Presssaft eines Objectes aus obiger Lösung: V_0 aus 5 ccm der Verdünnung . . . . = 22,2 „ 50,7%.
Verhältniss der Löslichkeit im Presssaft zu der in der Aussenlösung . . . . = $^{95}/_{100}$

II. Reines Wasser: V_0 aus 5 ccm der Verdünnung . . . = 24,6; Löslichkeit 56,1%
Presssaft eines Objectes aus 5% $NaNO_3$-Lösung: V_0 aus 5 ccm der Verdünnung . . . . = 23,5; „ 53,4%
Verhältniss der Löslichkeit im Presssaft zu derjenigen in der Aussenlösung . . , ... = $^{95}/_{100}$.

(Die Löslichkeit ist ausgedrückt durch die in 100 Th. der Lösung erhaltene $NaNO_3$-Menge.)

Man entnimmt hieraus, dass die Löslichkeit des Salpeters zwar in beiden Fällen im Presssafte etwas geringer ist als in der Aussenlösung; doch ist die Differenz zu gering, um die in den Versuchen beobachtete Ungleichheit der Vertheilung zu erklären: in jenen betrug das Concentrationsverhältniss im Durchschnitt $^{45}/_{100}$, nach dem Vertheilungsgesetze hätten wir ein Verhältniss von etwa $^{95}/_{100}$ zu erwarten.

Wir kommen demnach zu dem Schlusse, dass in der Zusammensetzung des Zellsaftes keine Ursachen gegeben sind für die Erhaltung derartiger Concentrationsdifferenzen, wie wir sie in den Versuchen — mit grosser Constanz namentlich in denjenigen mit verdünnteren $NaNO_3$-Lösungen — beobachteten. Bei der Grösse jener Differenzen war dies zwar von vornherein nicht anders zu erwarten, wir werden aber im folgenden Capitel sehen, dass der weitere Verlauf der Untersuchung die Anwendung der strengsten Kritik nöthig machte.

Die Thatsache, dass der Salpeter nicht bis zum Gleichgewicht in die Zelle aufgenommen wird, ist also auf einen Regulationsvorgang, der sich während des Austausches abspielt, zurückzuführen. Aber auch jetzt sind noch zweierlei Möglichkeiten vorhanden: entweder unterliegt die Permeabilität für $NaNO_3$ an und für sich einer Aenderung, oder die Hemmung des Austausches trifft secundär, in Verbindung mit Regulationen, welche andere Stoffe betreffen, ein. Das würde dann der Fall sein, wenn unter den Versuchsbedingungen der Protoplasmakörper lediglich den NO_3-Ionen den Eintritt in den Zellsaft gestattete. Diese würden demnach nur nach Maassgabe des Austrittes anderer Anionen aufgenommen werden. Um einen klaren Einblick in die obwaltenden Verhältnisse zu erhalten, müssen wir uns demnach dem Verhalten der austretenden Stoffe zuwenden. Vorgreifend sei bemerkt, dass sich der

Eintritt des Salpeters unabhängig von den übrigen Austauschvorgängen erweist. Die Hemmung der Aufnahme beruht also darauf, dass die Permeabilität für diesen Körper während einer gewissen Zeit auf ein nicht nachzuweisendes Maass reducirt ist.

B. Der Austritt der Chloride.

Eine vollständige Einsicht in das Verhalten der aus dem Zellsafte austretenden Stoffe wäre nur durch Gesammtanalyse des Presssaftes zu erreichen gewesen. Der ausserordentliche Zeitaufwand, den diese Analysen erfordert hätten, machte bei der Nothwendigkeit vergleichender Versuchsreihen die Anwendung dieser Methode unthunlich; ich hatte daher in Anbetracht der Fragen, die sich betreffs der Aufnahme von $NaNO_3$ ergaben, mein Hauptaugenmerk auf die an die Basen des Zellsaftes gebundenen Säuren zu richten, wobei in erster Reihe die Chloride in Betracht kamen.

Der Salzgehalt des Meerwassers schwankt bekanntlich innerhalb gewisser Grenzen, und namentlich erhalten wir mitunter verschiedene Werthe, wenn wir das in den Aquarien der zoologischen Station circulirende Wasser mit Meerwasser aus dem Freien vergleichen. In meinen Bestimmungen bewegte sich der HCl-Gehalt zwischen 2,16% und 2,24%, und innerhalb der gleichen Grenzen schwankt auch der Chloridgehalt des Presssaftes von *Codium*; hatten die Objecte längere Zeit in dem gleichen Wasser verweilt, so fand sich, dass ihr Chloridgehalt mit dem des Aussenmediums im Gleichgewichte stand, oder mitunter um 0,01% bis 0,02% HCl höher war.

Versetzen wir das Object in Lösungen von geringerem Chloridgehalt, sei es, dass wir uns verdünnten Meerwassers, oder reiner NaCl-Lösungen bedienen, so sinkt auch der Chloridgehalt der Alge, und zwar in den ersten 12—24 Stunden rapid, sodass nach Ablauf dieser Zeit die Concentrationsdifferenz zwischen Zellsaft und Aussenlösung zum grösseren Theil ausgeglichen ist. Der Rest des Ausgleiches nimmt in den einzelnen Versuchen sehr verschiedene Zeit in Anspruch, und erfolgt manchmal erst nach verhältnissmässig langer Versuchsdauer. Ich führe einige Beispiele an:

1. Uebertragung in 85% Seewasser + 15% Leitungswasser.

HCl-Gehalt	In der Aussenlösung	im Presssaft
nach 24 Stunden	1,91 %	2,07 %
„ 3 Tagen	1,91 „	2,02 „
„ 8 „	1,92 „	1,93 „

2. Uebertragung in 85% Seewasser + 15% Leitungswasser.

HCl-Gehalt	In der Aussenlösung	im Presssaft
nach 24 Stunden	1,86 %	1,98 %
„ 4 Tagen	—	1,93 „
„ 8 „	1,86 %	1,85 „

3. Uebertragung in 2,8% NaCl-Lösung:

HCl-Gehalt	In der Aussenlösung	im Presssaft
nach 1 Tag	1,74 %	1,89 %
„ 4 Tagen	1,74 „	1,79 „
„ 9 „	1,75 „	1,76 „

4. Uebertragung in 3% NaCl-Lösung; in diesem Versuche vollzog sich der Ausgleich besonders rasch.

HCl-Gehalt	In der Aussenlösung	im Presssaft
nach 12 Stunden	1,83 %	1,86 %
„ 48 „	1,83 „	1,82 „

Diese Versuche demonstriren zunächst die von vornherein zu erwartende Thatsache, dass das Protoplasma für Chloride permeabel ist; sie deuten aber gleichzeitig darauf hin, dass der Austritt und der durch ihn bedingte Concentrationsausgleich keineswegs einfach nach den Gesetzen der Diffusion verläuft, sondern dass der Protoplasmakörper nach Abgabe einer gewissen Chloridmenge dem weiteren Ausgleich einen Widerstand entgegensetzt. Diese Beobachtung war es, die mich in erster Linie veranlasste, die Objecte in reine $NaNO_3$-Lösungen zu übertragen, in denen nun thatsächlich der Concentrationsausgleich unterblieb.

Die zunächst mitzutheilende Versuchsreihe wurde ohne Wechsel der Lösungen vorgenommen. Nach 24 Stunden wurde neben dem Chloridgehalte des Presssaftes auch derjenige der Aussenlösung (in 10—20 ccm) bestimmt. Die Anordnung der auf folgender Seite mitgetheilten Tabelle bedarf keiner weiteren Erläuterung. Ich bemerke nur, dass in Col. 2 der ursprüngliche Salpetergehalt der Aussenlösung angegeben ist; thatsächlich wird er während des Versuches um ein Geringes vermindert.

Die Versuche zeigen auf das deutlichste, dass der Chloridgehalt, nachdem er während des ersten Tages auf ein gewisses Maass gesunken ist, sodann längere Zeit sich innerhalb sehr enger Grenzen constant erhält. Kultiviren wir die Objecte weiter, so beginnt nach einiger Zeit eine geringe Abnahme des Chloridgehaltes, analog der zweiten Periode der Aufnahme des Salpeters.

Tabelle III.

Abgabe von HCl nach Uebertragung in $NaNO_3$-Lösung.

Nummer	$NaNO_3$-Concentration der Aussenlösung	HCl-Gehalt der Aussenlösung nach 24 Std.	Zeitintervall zwischen Beginn des Versuchs und HCl-Bestimmung im Presssaft	Dem Chloridgehalt von 2 ccm Presssaft entsprech. Menge von $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$-Lösung in ccm	HCl-Concentration des Presssaftes in %
1	3 %	0,06	12 Stunden	5,8	1,06
			24 „	4,7	0,86
			2 Tage	4,75	0,87
2	4 %	0,11	12 Stunden	5,9	1,08
			24 „	5,8	1,06
			2 Tage	6,0	1,10
			5 „	5,85	1,05
3	4 %	0,12	12 Stunden	5,6	1,02
			24 „	5,15	0,93
			2 Tage	5,20	0,94
			4 „	5,15	0,93
			5 „	5,05	0,91
4	4 %	0,08	1 Tag	5,55	1,01
			2 Tage	5,4	0,98
			4 „	5,5	1,00
5	5 %	0,07	1 Tag	6,6	1,20
			2 Tage	6,65	1,21
			4 „	6,5	1,19
6	5 %	0,10	12 Stunden	7,65	1,40
			24 „	6,7	1,22
			2 Tage	6,65	1,21
7	5 %	0,14	1 Tag	6,55	1,20
			2 Tage	6,65	1,21
			3 „	6,65	1,21
8	5 %	0,09	12 Stunden	7,45	1,36
			1 Tag	6,7	1,22
			3 Tage	6,6	1,20

Doch führt auch diese ganz langsame Abnahme nicht zur Erreichung des Concentrationsgleichgewichtes. Ich verweise auf das in der kurzen Mittheilung dieser Versuche angeführte Beispiel, in welchem sich der Chloridgehalt während der ersten Woche auf 0,90%—0,93% HCl erhielt, dann zu sinken begann, und nach 25 Tagen noch den Werth von 0,76% aufwies.

Die Menge der zurückgehaltenen Chloride steht, wie die Tabelle lehrt, in keinem directen Zusammenhange mit derjenigen, die sich



in der Aussenlösung findet; wohl aber besteht eine deutliche Beziehung zwischen der Concentration des Salpeters aussen, und der des Chlorides im Innern. Je grösser jene ist, um so weniger Chloride treten aus den Zellen aus.

Ich habe diese Versuche oft durch gelegentliche Wiederholungen controllirt und stets bestätigt gefunden. Auch mit 5,5proc. $NaNO_3$-Lösungen lässt sich das Experiment anstellen, doch ist bei dieser Concentration sein Ausfall weniger regelmässig; ebenso differiren die mit 3proc. Lösung angestellten Versuche unter sich etwas mehr in Bezug auf die zurückgehaltene Chloridmenge, offenbar in Folge der für das Object zu geringen Concentration im Aussenmedium.

Um einen etwaigen Einfluss, den ausser der Salpeterconcentration auch die Chloridmenge der Aussenlösung haben könnte, zu prüfen, schritt ich zu Versuchen, in denen die Lösung täglich gewechselt wurde. Dabei stiess ich auf eine Schwierigkeit: es zeigte sich, dass in den völlig chloridfreien Lösungen die Objecte bedeutend leichter und rascher zu Grunde gehen, als diejenigen, die ohne Wechsel in der ursprünglichen Lösung verblieben. Sobald sich, zunächst an den älteren Theilen der Pflanze, eine Verminderung der Turgescenz zeigt, darf man auf keine regelmässigen Ergebnisse der Chloridbestimmung im Presssafte rechnen. Immerhin sind in einer Anzahl von Fällen die Versuche in befriedigender Weise gelungen, und in diesen fand ich das Resultat bestätigt, das wir schon den in der vorigen Tabelle mitgetheilten Versuchen entnahmen, dass nämlich die in der Zelle zurückgehaltene HCl-Menge von der Salpeter-, und nicht von der Chloridconcentration der Aussenlösung abhängig ist. (Vergl. Tabelle IV auf folg. Seite.)

Wir wenden uns nunmehr zur Discussion dieser Ergebnisse. Mit Leichtigkeit lässt sich zunächst zeigen, dass es sich nicht um eine rein physikalische Erscheinung handelt. Dass die Chloride nicht im Plasma gespeichert werden, sondern im Zellsafte gelöst sind, geht schon aus den im vorigen Abschnitt mitgetheilten Gefrierpunktbestimmungen hervor: als NaCl berechnet (= 1,8 %) würde die beim Verweilen in 5proc. $NaNO_3$-Lösung zurückgehaltene Chloridmenge den Gefrierpunkt des Presssaftes um etwa 1° unter den der Aussenlösung (abgesehen vom osmotischen Ueber-

Tabelle IV.

Nummer	$NaNO_3$-Gehalt der Aussenlösg. %	Zeitintervall zwischen Beginn des Versuchs und Ausführung der Bestimmungen	HCl-Gehalt der Aussenlösung %	Dem Chloridgehalt v. 2 ccm d. Presssaft entsprech. Menge $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$-Lösung ccm	Chloridgehalt des Presssaftes %
1	5	12 Stunden	0,14	6,6	1,20
		24 „	0,007	6,3	1,15
		48 „	Spur	6,2	1,13
2	4,5	12 „	0,12	6,5	1,19
		24 „	0,002	5,9	1,08
		48 „	0,002	6,0	1,09
3	4	24 „	0,11	5,4	0,99
		48 „	0,004	5,5	1,00
4	4	1 Tag	0,11	5,5	1,00
		2 Tage	0,009	5,4	0,99
		4 „	Spur	5,4	0,99
		6 „	„	5,25	0,96
5	4	1 Tag	0,10	5,65	1,03
		2 Tage	0,01	5,55	1,01
		3 „	Spur	5,60	1,02

druck der lebenden Zelle) herabdrücken[1]). Das ist, wie wir sahen, nicht der Fall. Ferner kann das Vertheilungsprincip der gesammten Sachlage nach nicht in Betracht kommen, schon weil die im Innern zurückgehaltene Chloridmenge von der in der Aussenlösung befindlichen unabhängig ist, und durch die Concentration des Salpeters bestimmt wird. Die Erscheinung kann auch nicht ihren Grund darin haben, dass von vornherein ein bestimmter Antheil der Chloride in nicht diosmirender Form in der Zelle enthalten ist; wäre dies der Fall, so müsste unter allen Umständen die gleiche Chloridmenge abgegeben werden, während diese thatsächlich je nach der Zusammensetzung der Aussenlösung verschieden ausfällt.

Wir haben also unzweifelhaft eine physiologische Reaction des Ogarnismus vor uns, die den völligen Austritt der Chloride aus der Zelle zu verhindern bestimmt ist. Sie kann auf zweierlei Weise zu Stande kommen: entweder durch Regulation der Permeabilitätsverhältnisse, oder durch Ueberführung der zurückzuhaltenden Salzmenge in eine nicht diosmirende Form.

1) Ueber die Grösse der Gefrierpunkterniedrigung vergl. z. B. van t'Hoff, Vorles. über theoret. Chemie II (1899), p. 46 ff.

Was diese letztere Möglichkeit anbelangt, so könnte man z. B. an die Thatsache denken, dass Rohrzucker mit den Chloriden der Alkalimetalle in krystallisirbare Doppelverbindungen eingeht. Aber alle diese Verbindungen sind in wässeriger Lösung gespalten: durch Dialyse kann man das Chlorid von dem Zucker trennen[1]). In unserem Falle aber müsste es sich um eine stabile Verbindung handeln, da schon die theilweise Spaltung in wässeriger Lösung allmählich die Wegführung des gesammten Chlorides zur Folge haben würde. Nun ist aber im Presssafte Chlorid als solches gelöst, wie schon das Ausfallen von AgCl lehrt, und überdies kann man mit Leichtigkeit aus dem Presssafte die charakteristischen treppenförmigen NaCl-Krystalle erhalten. Andererseits darf man auch nicht die schon von vornherein unwahrscheinliche Annahme ins Feld führen, dass es sich um Verbindungen handelt, welche nur unter den im Zellsafte gebotenen Bedingungen existenzfähig sind, beim Abtödten der Zellen aber zerfallen. Denn dann müssten ja die nunmehr in Freiheit gesetzten Chloridmoleküle den osmotischen Druck des Presssaftes um den oben angegebenen Werth erhöhen.

Alle diese Erwägungen führen zu dem Schlusse, dass die Zurückhaltung der Chloride auf Veränderung der Permeabilität zurückzuführen ist; um so sicherer dürfen wir diesen Schluss ziehen, als der folgende Abschnitt endgültig lehren wird, dass es sich bei der Hemmung der Salpeteraufnahme vor Erreichung des Gleichgewichtes mit Sicherheit um eine Aufhebung der Durchlässigkeit handelt.

Zunächst sollen noch einige Versuche angeführt werden, in denen die $NaNO_3$-Lösungen von vornherein mit einem Zusatze von NaCl versehen wurden. Dessen Menge wurde so gewählt, dass der osmotische Druck der Lösungen dem der 3-, 4- und 5proc. $NaNO_3$-Lösungen entsprach, wobei zu berücksichtigen ist, dass 0,7 % NaCl isotonisch ist mit 1 % $NaNO_3$. Die Lösungen wurden nach 12 Stunden gewechselt; die Bestimmungen im Presssafte erfolgten nach 24 und 48 Stunden.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse der nächste Seite folgenden Tab. V sowohl unter sich als mit den in Tab. III mitgetheilten. Es ergiebt sich dabei Folgendes: Bei gleichem Chloridgehalte der Lösung steigt die in der Zelle zurückgehaltene Chloridmenge mit deren Salpetergehalt. Bei gleichem osmotischen Druck der Aussen-

1) Vergl. Lippmann, Chemie der Zuckerarten, 2. Aufl. (1895), p. 756.

Tabelle V.

Nummer	Zusammensetzung der Aussenlösung	Osmotisch. Werth der Aussenlös., ausgedrückt in % $NaNO_3$	HCl-Geh. d. Aussenlösung (berechn.) %	Zeitintervall zw. Beginn des Versuchs und Ausführung d. Bestimmung	HCl-Gehalt des Presssaftes	Differenz zw. dem HCl-Gehalt des Presssaftes und dem der Aussenlösung
1	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	5%	0,87	1 Tag 2 Tage	1,42 1,41	0,55
2	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	5%	0,87	1 Tag 2 Tage	1,46 1,48	0,60
3	4% $NaNO_3$ + 0,7% NaCl	5%	0,44	1 Tag 2 Tage	1,28 1,26	0,83
4	2% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	4%	0,87	1 Tag 2 Tage	1,34 1,36	0,48
5	2% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	4%	0,87	1 Tag 2 Tage	1,33 1,33	0,46
6	1% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	3%	0,87	1 Tag 2 Tage	1,11 1,09	0,23
7	2% $NaNO_3$ + 0,7% NaCl	3%	0,44	1 Tag 2 Tage	0,90 0,92	0,47

lösung steigt zwar die absolute in den Zellen zurückbehaltene Chloridmenge mit dem Chloridgehalte der Aussenlösung; der Chloridüberschuss in der Zelle dagegen wird um so kleiner, je geringer der Salpetergehalt in der Aussenlösung ist. Je grösser dessen Antheil am osmotischen Druck der Lösung, um so beträchtlicher wird sein Einfluss auf die Zurückbehaltung der Chloride, und so sahen wir ihn in der ersten Versuchsreihe (Tab. III u. IV) allein hervortreten.

Bei gleicher Salpetermenge endlich steigt zwar die absolute Menge der Chloride im Zellsaft mit der in der Aussenlösung, die Differenz ist aber von dem Chloridzusatz unabhängig und wird nur durch den Salpeter bestimmt (Vers. 4, 5 und 7).

Der Einfluss der Salpeterconcentration, den wir hier wahrnehmen, ist offenbar auf den osmotischen Druck zurückzuführen. Das Resultat wird verständlich, wenn wir uns daran erinnern, dass die in die Zelle aufgenommene $NaNO_3$-Menge der in der Aussenlösung befindlichen annähernd proportional ist. Je grösser deren Concentration ist, um so grösser wird demnach die Differenz zwischen dem in der Zelle und dem in dem Aussenmedium gelösten Salpeter, und um so mehr Chlorid wird entsprechend in der Vacuole

zurückgehalten, um den osmotischen Druck jener Differenz zu äquilibriren.

Um diese Verhältnisse näher zu studiren, wäre es erwünscht gewesen, die Versuche durch Anwendung verschiedenartiger Stoffe zu variiren. Leider war dies nur in ganz beschränktem Maasse möglich. Die Salze anderer Metalle als des Na, und auch die Ammoniumsalze wirken in den in Betracht kommenden Concentrationen schädigend, ebenso scheiterten die Versuche mit Natriumsulfat und -phosphat. Einige leicht eindringende organische Stoffe, wie z. B. Methyl- und Aethylalkohol, erwiesen sich ihrer Giftigkeit wegen als unbrauchbar. Bis zu einem gewissen Grade gelangen dagegen einige Versuche mit Harnstoff, Glycerin und Traubenzucker. Auch hier war meist schon nach 48 Stunden eine Schädigung der Objecte zu bemerken, so dass ich mich im wesentlichen auf Ermittelung des Chloridgehaltes der Objecte nach eintägigem Verweilen in der Lösung, die übrigens nach 12 Stunden gewechselt wurde, beschränkte. Doch gewähren diese Beobachtungen in gewissem Sinne eine Ergänzung zu den vorigen. Es zeigte sich nämlich, dass bei Anwendung von Glukose der Chloridgehalt höher ausfiel, als in Versuchen mit Harnstoff und Glycerinlösungen. Nun kann man sich leicht überzeugen, dass Glukose sehr langsam in die Zellen eindringt, langsamer, als die Chloride aus ihnen austreten: übertragen wir ein Object aus Seewasser oder NaCl-Lösung in eine isotonische Glukoselösung, so tritt bald unter Gewichtsverlust Schwinden des Turgors ein, was dagegen in isotonischen Glycerin- und Harnstofflösungen nicht der Fall ist; diese Stoffe werden demnach beträchtlich rascher aufgenommen als der Traubenzucker. Die gefundenen Chloridwerthe der Presssäfte entsprachen: bei einem Object aus 16,5% Glukose (isot. 4,5% $NaNO_3$) 1,49% HCl; aus 15% Glukose: 1,42% HCl; aus 10% Glycerin (isot. 5% $NaNO_3$) in einem Falle 1,0%, in einem anderen 0,93% HCl; in 6,5% Harnstoff (isot. 5,5% $NaNO_3$) in einem Falle 0,68%, in einem anderen 0,59% HCl. Man sieht, dass in einer Lösung des schwer eindringenden Traubenzuckers, sogar bei etwas geringerem osmotischem Druck, etwas weniger Chlorid abgegeben wird, als in den Lösungen der rasch austretenden Stoffe. Auch hier liegt die Bedeutung dieser Verhältnisse für die Erhaltung des Turgors auf der Hand.

C. Der Gesammtverlauf des Austausches.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Betrachtung unseres Hauptversuches, der Uebertragung aus Meerwasser in $NaNO_3$-Lösung, zurück, und suchen wir nunmehr durch einen Ueberblick über den Gesammtverlauf zu einem abschliessenden Urtheile zu gelangen. Zur Ermittelung der Ursachen, durch welche die Aufnahme des Salpeters nach kurzer Zeit zum Stillstande kommt, war die Frage von Wichtigkeit, ob die Bedingungen zum Eintritt von NO_3 erst durch den Austritt anderer Stoffe geschaffen werden. Das könnte, wie gezeigt wurde, dann der Fall sein, wenn unter den Versuchsbedingungen nur die negativen Ionen in die Zelle aufgenommen würden, und somit der Eintritt von NO_3-Ionen an den Austritt anderer Anionen gebunden wäre.

In dieser Beziehung würde es nur auf die Chlorionen ankommen. Denn die Schwefelsäure kommt wegen der viel zu geringen Menge, die sich im Zellsaft findet, nicht in Betracht: ich fand im Presssafte von *Codium* 0,306 % SO_4, annähernd in Uebereinstimmung mit dem Sulfatgehalt des Meerwassers (0,301 % SO_4). Davon wird an die 5 proc. Salpeterlösung während der ersten 24 Stunden nur etwa der dritte Theil abgegeben, was gegenüber der eintretenden Nitratmenge keine Rolle spielt.

Unter obiger Voraussetzung müssten wir ein Abhängigkeitsverhältniss zwischen dem NO_3-Eintritt und dem Chloridaustritt erwarten: eine solche Beziehung besteht aber weder zeitlich noch quantitativ.

Was den ersten Punkt anbelangt, so erfolgt die Erreichung des Gleichgewichtes für das Chlorid oft nach längerer Zeit als für den Salpeter. Von den in Tab. II und Tab. III mitgetheilten Versuchen sind einige am gleichen Object ausgeführt worden; so z. B. Tab. II Vers. 7 und Tab. III Vers. 8; Tab. II Vers. 1 und Tab. III Vers. 1. In beiden Fällen ist nach zwölf Stunden der Eintritt des Salpeters im wesentlichen beendet, während das Chlorid noch weiterhin abnimmt, wie aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich ist:

	Nach 12 Stunden:	Nach 24 Stunden:
HCl-Geh. in III[1]	1,06	0,86
$NaNO_3$-Geh. in II[1]	1,36	1,42
HCl-Geh. in III[8]	1,36	1,22
$NaNO_3$-Geh. in II[7]	2,16	2,11

Ebenso wenig besteht ein direktes Verhältniss zwischen der aufgenommenen Salpetermenge und der abgegebenen Chloridmenge. Wir sahen im Gegentheil, dass durch Anwendung verdünnterer Lösungen die Chloridabgabe, concentrirterer Lösungen die Salpeteraufnahme gesteigert wird. Schliesslich können wir auch durch direkten Versuch diese Unabhängigkeit demonstriren: aus Tab. V geht hervor, dass durch Zusatz von 1,4% NaCl zu einer 3proc. $NaNO_3$-Lösung der Chloridaustritt beträchtlich vermindert wird. Auf die eintretende Nitratmenge hat dieser Umstand aber keinen Einfluss; bei einem derartigen Versuche fand ich im Presssafte:

Nach 12 Stunden 1,31% $NaNO_3$
„ 24 „ 1,34% „

also Werthe, die denjenigen ganz entsprechen, welche wir bei Anwendung 3proc. $NaNO_3$-Lösungen ohne Chloridzusatz erhalten haben. Die Menge des eintretenden Salpeters ist also von der des austretenden Chlorides unabhängig, und wir werden im folgenden Kapitel das dafür maassgebende Moment kennen lernen. Zunächst haben wir aus dieser Thatsache den Schluss zu ziehen, dass die Hemmung des Eintrittes durch Aufhebung der Permeabilität, oder Reduction derselben auf ein nicht nachweisbares Maass erreicht wird. Einem analogen, aber, wie die zeitliche Trennung lehrt, selbstständigen Regulationsvorgang darf, wie weiter oben ausgeführt wurde, die Unterbrechung des Chloridaustrittes zugeschrieben werden.

IV. Ueber Gleichgewichtserscheinungen im Stoffaustausch.

Bisher hat für uns die Mechanik des Vorganges, durch welchen der Stoffaustausch vor Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes unterbrochen wird, im Vordergrunde des Interesses gestanden. Dabei haben wir nebenher die Beobachtung gemacht, dass die Zusammensetzung des Zellsaftes, die in Folge jener Unterbrechung erhalten bleibt, bestimmten Gesetzmässigkeiten unterliegt: in Bezug auf den Salpeter fanden wir, dass die Concentration im Innern annähernd proportional der Aussenconcentration ist, in Bezug auf die Chloride konnten wir u. a. deutliche Beziehungen zu deren osmotischem Druck wahrnehmen.

Es fragte sich nun, ob es gelingen würde, diesen Thatsachen weiterhin auf den Grund zu kommen, und den Complex von Reactionen, durch die sie herbeigeführt werden, klarzulegen.

Wenn wir also hiermit uns zur Betrachtung der quantitativen Seite unserer Versuche wenden, müssen wir kurz eines Umstandes gedenken, der die Resultate in dieser Beziehung ein wenig zu verschieben geeignet ist: dass nämlich der Presssaft zu einem geringen Theile aus dem Imbibitionswasser der Zellmembranen besteht, und somit die zwischen Zellsaft und Aussenlösung bestehenden Concentrationsdifferenzen etwas kleiner erscheinen, als sie in Wirklichkeit sind. Bisher konnten wir diesen Punkt deswegen ausser Acht lassen, weil es uns im wesentlichen auf die Constatirung des Bestehens jener Differenzen ankam; für die folgenden Versuche wird es aber von Bedeutung sein, eine Vorstellung von der möglichen Grösse dieses Fehlers zu haben. Wir können diese auf Grund einiger Versuche über Aufnahme von Phosphaten erlangen, die ich zu Beginn meiner Untersuchungen angestellt habe. Diese Versuchsreihe wurde dann fallen gelassen, weil die langsame und geringe Aufnahme dieser Salze sie zum Studium des Stoffaustausches ungeeignet macht. Für den vorliegenden Zweck sind sie gerade deswegen besonders günstig.

Unser Versuchsobject besitzt die Fähigkeit, aus dem Meerwasser Phosphate in gewisser Menge zu speichern; in dem zu besprechenden Falle betrug der ursprüngliche Gehalt 0,061 % P_2O_5; das Object wurde in eine Lösung von Na_2HPO_4 in Seewasser übertragen, deren Gehalt 0,573 % P_2O_5 entsprach. Nach 4 Tagen war der Phosphorsäuregehalt des Objectes auf 0,074 % P_2O_5 gestiegen, also um 0,013 %. Diese Zeit wird bei weitem genügt haben, das Gleichgewicht zwischen Aussenlösung und Imbibitionswasser herzustellen. Die Zunahme beträgt nun etwa 2,2 % der Aussenconcentration; wäre sie in ihrer Gesammtheit der Beimengung von Imbibitionswasser zuzuschreiben, so würde der Antheil dieses am Presssafte den angegebenen Procentsatz betragen. Da aber die Objecte im Laufe längerer Versuchsdauer noch weitere Phosphatmengen aufnahmen, dürfen wir rund 2 % als Maximum für die Menge des Imbibitionswassers im Presssafte ansehen, das wahrscheinlich in Wirklichkeit nicht erreicht wird.

Fassen wir zunächst den einfacheren Fall ins Auge: die Aufnahme einer Salpetermenge, die zu der in der Aussenlösung befindlichen in einem annähernd constanten Verhältniss steht. Ursprünglich glaubte ich die Ursache davon darin suchen zu müssen, dass zwischen Beginn der Aufnahme und deren Hemmung stets die gleiche Zeit vergeht. Wir sahen bei früherer Gelegenheit, dass bei physikalischen Diffusionsvorgängen das Verhältniss der Concentrationsdifferenzen zu Anfang und zu Ende eines Zeitraumes nur von dessen Dauer abhängt, nicht von der absoluten Grösse der ursprünglichen Differenz. Wäre nun zur Auslösung der die Hemmung bewirkenden Reaction eine bestimmte Zeitdauer erforderlich, so würde inzwischen aus verschiedenen Lösungen ein ihrer Concentration proportionaler Antheil aufgenommen werden.

Ein Versuch überzeugte mich aber, dass der Grund der fraglichen Erscheinung anderswo zu suchen ist: als ich ein Object, das einen Tag in 5proc. $NaNO_3$-Lösung verweilt hatte, in eine 3proc. übertrug, ging sein Nitratgehalt in zwei Stunden auf ungefähr denselben Werth zurück, den die Objecte bei Uebertragung aus Seewasser in 3proc. $NaNO_3$-Lösung von vornherein annehmen, obwohl

in jenem Falle schon zu Beginn des Versuches der Gesammtnitratgehalt im Innern der Zelle kleiner war als der $NaNO_3$-Gehalt der Aussenlösung. Dieses Resultat habe ich, wie die mitzutheilende Tabelle lehren wird, constant wieder erhalten.

Bei diesen Versuchen war zu beachten, dass die Wasseraufnahme, die bei Uebertragung in die verdünntere Lösung eintritt, die Salpeterconcentration im Innern der Zelle herabsetzt; es musste also durch Wägung des Objectes bei Beginn und Schluss des Versuches dessen Gewichtszunahme bestimmt werden. Die Objecte wurden zu diesem Zwecke rasch mit Fliesspapier abgetrocknet und auf einer Tarirwage gewogen. Diese Procedur konnte zwar nicht mit sehr grosser, aber doch mit hinreichender Genauigkeit ausgeführt werden. Bei wiederholter Wägung desselben Stückes von etwa 20 g Gewicht, welches dazwischen immer in Meerwasser getaucht wurde, ergaben sich Differenzen von 0,1—0,2 g, also höchstens 1%.

Zur Berechnung der durch Wasseraufnahme verursachten Erniedrigung der Salpeterconcentration ermittelte ich zunächst den durchschnittlichen Wassergehalt der Objecte, die in 5% $NaNO_3$-Lösung verweilt hatten, und fand 93%. Die Zunahme ist in der Tabelle in Procenten des schliesslich erreichten Wassergehaltes ausgedrückt; durch Multiplication dieser Zahl mit dem ursprünglichen Salpetergehalt des Objectes ergiebt sich der gesuchte Werth für die Concentrationserniedrigung, wie eine einfache Ueberlegung lehrt.

Der anfängliche Salpetergehalt des Objectes wurde an einem anderen Theile desselben Stückes bestimmt, von dem das zum Versuche dienende stammte. Bei der Grösse und Constanz der Ausschläge in unseren Resultaten kommen etwaige kleine Differenzen zwischen Theilen derselben Pflanze nicht in Betracht.

Würden sich die Fehler beider Wägungen eines Versuches summiren, so könnte das einen Fehler von 2% des ursprünglichen Salpetergehaltes des Objectes, also etwa 0,04% $NaNO_3$, ausmachen. Dazu könnte noch die durch Concentrationsabnahme im Imbibitionswasser verursachte Verminderung des $NaNO_3$-Gehaltes im Presssafte kommen, die wir im Maximum als 2% der Differenz zwischen den beiden Lösungen veranschlagen, also gleichfalls auf 0,04% $NaNO_3$. Im ungünstigsten Falle könnte durch Summation beider Fehler eine Concentrationsabnahme von 0,08% $NaNO_3$ zu Stande kommen.

Als Versuchsdauer genügte eine Stunde; wie die Tabelle lehrt, hat ein längeres Verweilen in der 3%-Lösung keinen wesentlichen Einfluss auf die Ergebnisse. Versuche 13 und 14, bei denen keine Gewichtszunahme stattfand, sind mit einer später zu besprechenden Modification ausgeführt worden. Die Tabelle bedarf nunmehr keiner weiteren Erläuterung; ich bemerke nur, dass ich die NO_3-Werthe des Presssaftes des bequemeren Vergleiches halber als $NaNO_3$ berechnet habe, ohne damit der später erfolgenden Discussion dieses Punktes vorzugreifen.

Tabelle VI.

Nummer	Ursprünglicher Salpetergehalt des Versuchsobjectes % $NaNO_3$	Dauer des Verweilens in der 3proc. $NaNO_3$-Lösung	Wasseraufnahme während des Versuchs %	Salpetergehalt am Schluss des Versuchs % $NaNO_3$	Abnahme der Salpeterconcentration % $NaNO_3$	Durch Wasseraufnahme bedingte Concentrationsabnahme % $NaNO_3$	Differenz
1	2,14	3 Std.	7,3	1,39	0,75	0,16	0,59
2	1,84	1 "	9,8	1,29	0,55	0,17	0,38
3	2,32	2 "	10,7	1,73	0,59	0,19	0,40
4	2,14	1 "	5,8	1,28	0,86	0,12	0,74
5	2,10	1 "	9,6	1,60	0,50	0,20	0,30
6	2,31	3 "	9,4	1,59	0,72	0,22	0,50
7	2,28	2 "	5,2	1,52	0,76	0,12	0,64
8	2,23	1 "	7,8	1,47	0,76	0,17	0,59
9	2,14	2 "	9,4	1,60	0,54	0,20	0,34
10	2,45	2 "	9,2	1,51	0,86	0,22	0,64
11	1,84	1 "	7,1	1,15	0,69	0,12	0,57
12	2,20	3 "	10,1	1,58	0,62	0,22	0,40
13	1,85	2 "	0,0	1,31	0,54	0,00	0,54
14	2,23	2 "	0,0	1,58	0,65	0,00	0,65

Die Versuchsobjecte weisen also durchgängig eine deutliche, auch nach Abzug des durch Wasseraufnahme bedingten Antheiles, die Fehlergrenzen beträchtlich überschreitende Abnahme des Nitratgehaltes bei Ueberführung aus 5% in 3% $NaNO_3$-Lösung auf. Im einzelnen variirt die Grösse der Abgabe etwas mehr, als wir es früher in Bezug auf die Aufnahme fanden. In einigen Versuchen hatten die Objecte bereits 5—6 Tage in der fünfprocentigen Lösung verweilt und wiesen daher von vornherein einen etwas höheren Salpetergehalt auf (vgl. 3, 6, 7, 10). Hier ist zwar die unter dem Einflusse der 3proc. Lösung angenommene Concentration etwas höher, die Abnahme aber wenigstens eben so gross wie in den Versuchen mit Objecten, die nur einen Tag in der 5% $NaNO_3$-Lösung verweilt hatten. Diese wiesen nach der Uebertragung in 3%-Lösung einen Nitratgehalt auf, der meist sich zwischen 40% und 50% des in der Aussenlösung befindlichen bewegte.

Nunmehr bedurfte es noch, streng genommen, der Untersuchung, ob diese Concentrationsänderung im Innern der Zelle auf Austritt des Salpeters aus derselben oder etwa auf dessen Metamorphose im Stoffwechsel zurückzuführen ist. Letzteres war allerdings bei der kurzen Versuchsdauer kaum anzunehmen. Ein

Versuch, in dem gleichzeitig die Verminderung des Salpetergehaltes in der Zelle und dessen Vermehrung in der Aussenlösung nachgewiesen wurde, entschied im Sinne der ersten Möglichkeit.

Sehr genaue Uebereinstimmung der beiden Werthe war von vornherein nicht zu erwarten, da die Menge der Aussenflüssigkeit beträchtlich grösser gewählt werden musste, als die des Versuchsobjectes, um eine zu weitgehende Vermehrung des Salpetergehaltes in der ersteren zu verhüten. Der unvermeidliche Fehler der an einem kleinen Theil auszuführenden Salpeterbestimmung in der Aussenlösung fällt dann im Vergleich zu der geringen absoluten Menge des austretenden Salzes ziemlich schwer ins Gewicht. In meinem Versuche (vgl. Nr. 5 der Tabelle) brachte ich 24,4 g der Alge mit 22,7 g Wasser und 2,1 % $NaNO_3$-Gehalt (0,4767 g $NaNO_3$) in 90 ccm Lösung von 2,98 % $NaNO_3$ (2,6820 g $NaNO_3$). Am Schlusse wog das Object 26,8 g, entsprechend einem Wassergehalte von 25,1 g, und besass einen Salpetergehalt von 1,60 % (0,4010 g $NaNO_3$). Das Volumen der Flüssigkeit wurde entsprechend der Wasseraufnahme des Objectes mit 87,6 ccm in Rechnung gebracht und besass einen Salpetergehalt von 3,13 % (2,7418 g $NaNO_3$). Daraus berechnet sich für das Object ein Verlust von 0,0752 g $NaNO_3$, für die Aussenflüssigkeit eine Zunahme um 0,0598 g $NaNO_3$. Wir finden also 80 % des ausgetretenen Salpeters im Aussenmedium wieder. Da die fehlende Differenz von 0,0154 g $NaNO_3$ nur 0,55 % des Salpetergehaltes der Aussenlösung beträgt, habe ich mich bei diesem Ergebniss beruhigt.

Die in diesen Versuchen erfolgte Aenderung des Salpetergehaltes kommt also durch Austritt von Nitraten aus der Zelle zu Stande. Da, wie wir oben ausführlich zeigten, eine physikalische Ursache für eine derartige Vertheilung der Nitrate nicht vorliegt, haben wir es mit einer durch das lebende Protoplasma vermittelten Regulationserscheinung zu thun. Um uns über die Mechanik dieses Vorganges klar zu werden, müssen wir ihn weiter bis in die Einzelheiten verfolgen; zuvor seien aber noch die Ergebnisse einer sich eng anschliessenden Versuchsreihe mitgetheilt.

Ich bemerkte schon, dass die Versuche 13 und 14 der Tabelle mit einer kleinen Modification angestellt worden waren: diese bestand in dem Zusatze von 1,4 % NaCl zur 3proc. $NaNO_3$-Lösung, so dass diese insgesammt der 5proc. $NaNO_3$-Lösung isotonisch wurde. Wie wir sehen, hat dies auf den Austritt des Salpeters keinen Einfluss: dieser ist lediglich von der $NaNO_3$-Concentration in der Aussenlösung abhängig.

Nun verliert in diesen Versuchen die Pflanze bei Uebertragung aus einer Lösung in eine anders zusammengesetzte, die aber der ersten isotonisch ist, einen nicht unbeträchtlichen Theil der osmotisch wirksamen Stoffe aus dem Zellsaft, ohne dass dabei der Turgor sinkt, wie aus dem Constantbleiben des Gewichtes hervorgeht. In irgend welcher Weise muss also die Pflanze für jenen Verlust Ersatz schaffen, und es lag von vornherein die Annahme nahe, dass

dies durch Aufnahme von NaCl aus der Aussenlösung stattfindet. Die Untersuchung lehrte, dass dies in der That der Fall ist; in der Folge wurden nunmehr die Experimente so angestellt, dass ich aus 5proc. $NaNO_3$-Lösung die Objecte in Lösungen von 3%, 2% und 1% $NaNO_3$, sämmtlich mit Zusatz von 1,4% NaCl, brachte.

Es ergab sich, dass bei Uebertragung in diese Lösungen die Chloridaufnahme von der Salpeterconcentration abhängig war: in der 1proc. Lösung trat kaum eine Veränderung des Chloridgehaltes im Object ein, in den beiden anderen aber zeigte sich stets eine beträchtliche Zunahme.

In der folgenden Tabelle sind die Resultate zusammengestellt. Unter Hinweis auf Tab. VI und die dazu gegebenen Erläuterungen brauche ich nichts weiter hinzuzufügen.

Tabelle VII.

Nummer	Zusammensetzung der Aussenlösung	Chloridgehalt des Objectes bei Beginn des Versuches % HCl	Versuchsdauer	Aenderung im Wassergehalte des Objectes %	Chloridgehalt nach Beendigung des Versuches % HCl	Aenderung im Chloridgehalte des Objectes % HCl	Durch die Aenderung im Wassergehalte erzeugte Aenderung der Chloridconcentration % HCl	Durch Aufnahme resp. Austritt von Chloriden erzeugte Concentrationsänderung % HCl
1	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	1 Std.	0,0	1,61	+ 0,41	0,0	+ 0,41
2	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	2 "	− 2,3	1,46	+ 0,26	+ 0,03	+ 0,23
3	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	4 "	+ 10,6	1,36	+ 0,18	− 0,13	+ 0,31
4	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	3 "	0,0	1,50	+ 0,32	0,0	+ 0,32
5	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	3 "	+ 5,5	1,44	+ 0,24	− 0,07	+ 0,31
6	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	3 "	− 2,4	1,51	+ 0,31	+ 0,03	+ 0,28
7	3% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	4 "	− 4,4	1,52	+ 0,34	+ 0,05	+ 0,29
8	2% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	2 "	+ 3,7	1,38	+ 0,18	− 0,04	+ 0,22
9	2% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,21	2 "	+ 3,3	1,31	+ 0,10	− 0,04	+ 0,14
10	2% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	3 "	+ 5,1	1,30	+ 0,12	− 0,07	+ 0,19
11	2% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,22	3 "	0,0	1,39	+ 0,17	0,0	+ 0,17
12	1% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	2 "	+ 10,6	1,11	− 0,09	− 0,13	+ 0,04
13	1% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,20	3 "	0,0	1,26	+ 0,06	0,0	+ 0,06
14	1% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	3 "	+ 4,1	1,18	0,0	− 0,05	+ 0,05
15	1% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	4 "	+ 4,9	1,15	− 0,03	− 0,06	+ 0,03
16	1% $NaNO_3$ + 1,4% NaCl	1,18	3 "	+ 3,5	1,06	− 0,12	− 0,04	− 0,08

Der Gegensatz zwischen den Versuchen mit 2% und 3% $NaNO_3$ einerseits und denen mit 1% $NaNO_3$ andrerseits ist deutlich genug. Die Thatsache, dass die Erhöhung des Chloridgehaltes im Innern der Zelle von dem Nitratgehalte der Aussenlösung abhängt, lehrt,

dass wir es auch hier mit einem Falle regulatorischer Lenkung der Stoffaufnahme durch die Pflanze zu thun haben. Wenn auch die Resultate der Versuche 1—7 (3% $NaNO_3$) und 8—11 (2% $NaNO_3$) unter sich etwas abweichen, so zeigt sich doch, dass im allgemeinen in der ersten Gruppe der Chloridgehalt etwas höher ausfällt, als in der zweiten; und vergleichen wir diese Ergebnisse mit den in Tabelle V mitgetheilten Versuchen, in denen die Objecte aus Meerwasser in die entsprechenden Lösungen übertragen wurden, so bemerken wir, dass die Chloridwerthe, die in gleichen Lösungen erreicht werden, in beiden Fällen im grossen und ganzen übereinstimmen. Es bestehen also Einrichtungen, die es bewirken, dass in beiden Fällen der der Zusammensetzung und dem osmotischen Druck des Aussenmediums angemessene Chloridgehalt angenommen wird; in gleicher Weise wurde ja auch der Nitratgehalt des Objectes unter allen Umständen nach der Aussenconcentration regulirt. Die Regulationsmechanismen selbst müssen aber andere sein, je nachdem das Object aus 5% $NaNO_3$-Lösung oder aus Meerwasser in irgend eine der in obigen Versuchen angewandten Lösungen übertragen wird; der Discussion dieses Punktes haben wir uns nunmehr zuzuwenden.

Fassen wir zunächst wiederum den einfacheren Fall ins Auge: die Regulation des Salpetergehaltes in der Zelle nach Maassgabe seiner Concentration in der Aussenlösung. Wir sahen, dass hierbei Nitrat aus dem Zellsafte in die letztere übergeht, obwohl ihr $NaNO_3$-Gehalt schon von vornherein grösser ist als der Gesammtnitratgehalt der Zelle. Es sind nun zwei Möglichkeiten für das Zustandekommen dieses Vorganges denkbar: entweder tritt die Salpetersäure als $NaNO_3$ aus, resp. wird das NO_3-Ion gegen das Cl-Ion ausgetauscht; dazu wäre eine Arbeitsleistung durch das Protoplasma nothwendig, weil dieser Vorgang dem physikalischen Gleichgewichte zuwiderläuft. Oder aber es treten die Nitrate anderer Basen in entsprechender Menge aus, was eventuell durch regulatorische Lenkung der Permeabilität erzielt werden könnte. Zur Entscheidung ist die Bestimmung der Basen im Zellsafte vor und nach der Uebertragung in die 3% $NaNO_3$-Lösung nothwendig. Sie fällt zu Gunsten der ersten Alternative aus.

Der Versuch wird am besten durch Uebertragung in 3% $NaNO_3$-Lösung mit Zusatz von 1,4% NaCl ausgeführt; auf diese Weise vermeidet man die sonst eintretende Verminderung der Gesammtconcentration des Zellsaftes, die auch den theilweisen Austritt der verschiedenen Basen zur Folge hat, wodurch das Resultat an Deutlichkeit einbüsst.

Was die analytischen Methoden anbelangt, so sei darüber Folgendes bemerkt: die Ca- und Mg-Bestimmungen erfolgten in 20 ccm des enteiweissten Presssaftes nach der Angabe von Fresenius, Quant. Anal. I (6. Aufl. 1875) pag. 556; die K- und Na-Bestimmungen wurden in 5 ccm desselben ausgeführt. Zunächst erfolgte Fällung mit conc. Lösung von neutralem Ammoncarbonat; das Filtrat wurde in einer Platinschale eingedampft, sodann die noch vorhandene organische Substanz verbrannt, was bei der Anwesenheit von Salpeter sehr leicht von statten ging, und schliesslich zur Ueberführung der Alkalisalze in Chloride vorsichtig bis zur Gewichts-Constanz mit NH_4Cl geglüht. Das K wurde sodann mit Hülfe von Platinchlorid bestimmt, und das Na schliesslich aus der Gesammtmenge der Chloride berechnet. Ausserdem bestimmte ich die Schwefelsäure in je 10 ccm Presssaft auf die übliche Weise als Baryumsulfat. Die Phosphorsäure wurde nicht berücksichtigt.

Die hierbei erhaltenen Zahlen, auf die sich die weitere Berechnung gründet, sind folgende:

I. Vor der Uebertragung: Gewicht des Objectes 24,4 g; Nitrat in 5 ccm: 29,3 ccm NO; Chloride in 2 ccm: 6,6 ccm $^n/_{10}$ $AgNO_3$; Ca in 20 ccm: 0,0091 g CaO; Mg in 20 ccm: 0,0434 g $Mg_2P_2O_7$; KCl + NaCl in 5 ccm: 0,1858 g; Pt aus Kaliumbestimmung: 0,0308 g; Schwefelsäure in 10 ccm: 0,0371 g $BaSO_4$. II. Nach 1 stündigem Verweilen in 3% $NaNO_3$ + 1,4% NCl-Lösung: Gewicht: 24,5 g; Nitrat in 5 ccm: 22,7 ccm NO; Chlorid in 2 ccm: 7,4 ccm $^n/_{10}$ $AgNO_3$; Ca in 20 ccm: 0,0076 g CaO; Mg in 20 ccm: 0,0380 g $Mg_2P_2O_7$; KCl + NaCl in 5 ccm: 0,1750 g; Pt aus Kaliumbestimmung: 0,0330 g; Schwefelsäure in 10 ccm: 0,0352 g $BaSO_4$.

Es ergiebt sich daraus, dass bei Constanz des Gewichtes der Nitratgehalt des Objectes von 2,23% $NaNO_3$ auf 1,57% sinkt, also ein 0,66% $NaNO_3$ entsprechender Austritt stattfindet. Der Chloridgehalt ist um 0,15% HCl gestiegen und würde wohl bei etwas längerer Versuchsdauer noch eine weitere Erhöhung erfahren haben. Der Schwefelsäuregehalt ist fast unverändert geblieben: er beträgt vor dem Versuche 0,154% SO_4, nachher 0,144%. Was die Basen anbelangt, so wird ihr Verhalten aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich:

	I. Vor Uebertragung:	II. Nach Uebertragung:
Na_2O	1,720%	1,588%
Ka_2O	0,297%	0,318%
CaO	0,045%	0,037%
MgO	0,078%	0,068%

Da die Differenzen des K-, Ca-, Mg- und SO_4-Gehaltes einander etwa aufheben und vermuthlich durch ursprüngliche kleine Verschiedenheiten bedingt sind, können wir die gesammte Veränderung des Chlorid- und Nitratgehaltes auf Na berechnen und würden erhalten: durch Abnahme des $NaNO_3$-Gehaltes um 0,66% $NaNO_3$ eine Abnahme um 0,241% Na_2O, durch Zunahme des NaCl-Gehaltes um 0,15% HCl (= 0,24% NaCl) eine Zunahme um

0,127 % Na_2O, also insgesammt eine Abnahme um 0,114 % Na_2O, womit die gefundene Differenz von 0,132 % in guter Uebereinstimmung steht.

Wir ziehen hieraus den Schluss, dass die Abnahme des Nitrates durch Austritt von $NaNO_3$ resp. zum Theil durch Austausch des NO_3-Ion gegen das Cl-Ion zu Stande kommt. Wie schon bemerkt, kann dies im vorliegenden Falle nur unter Arbeitsaufwand seitens des lebenden Protoplasmas erfolgen; es ist dies in der Pflanzenphysiologie das erste Beispiel, in dem sich ein derartiger Modus des Austausches gelöster Stoffe nachweisen lässt. Das liegt hauptsächlich an den mehrfach erörterten Schwierigkeiten, die der Entscheidung über den Zustand gelöster Stoffe innerhalb der lebenden Zelle im Wege liegen. Im Uebrigen wird uns dieser Punkt noch weiterhin beschäftigen.

Auf derartige Schwierigkeiten stossen wir auch, wenn wir zur Interpretation der in Bezug auf die Erhöhung des Chloridgehaltes erhaltenen Resultate schreiten. War in diesen Versuchen schon von vornherein der Chloridgehalt des Objectes höher als derjenige der Aussenlösung (= 0,87 % HCl), so trat unter bestimmten Bedingungen noch weiterhin eine Vergrösserung der Differenz ein. Wenn die Menge der in der Zelle ausser Na enthaltenen Basen gross genug wäre, um durch den auf sie entfallenden Antheil der Salzsäure die schliessliche HCl-Differenz zu verursachen, so könnte die ganze Erscheinung auf regulatorischer Lenkung der Permeabilität beruhen. Nun finden wir aber, dass in dem eben genauer mitgetheilten Falle die Gesammtmenge jener Basen nur 0,41 % HCl binden könnte. Die thatsächliche Differenz, die in unserm Falle noch relativ gering ist, beträgt aber schon 0,48 % HCl. Dabei ist vor allem zu bemerken, dass nur ein Theil jener Basen als Chloride in der Zelle vorhanden sein kann, ein grosser Theil aber an Salpetersäure und auch an Schwefelsäure gebunden sein muss.

Ob nun die Aufnahme von NaCl durch Arbeitsleistung gegen die osmotischen Kräfte erfolgt oder ob in irgend welcher anderen Weise die Aufnahme durch Bindungen und Umsetzungen ermöglicht wird, lässt sich mit absoluter Sicherheit schlechterdings nicht feststellen. Doch möchte ich mich in Anbetracht der in Bezug auf den Salpeteraustritt erhaltenen Ergebnisse für die erste Möglichkeit entscheiden.

Somit hätten diese Versuche das Ergebniss geliefert, dass bei Uebertragung aus 5% in 3% $NaNO_3$-Lösung (mit oder ohne NaCl-Zusatz) der Nitrat- (und Chlorid-)gehalt des Objectes durch Arbeitsleistung gegen die osmotischen Kräfte auf ungefähr denselben Werth eingestellt wird, den er bei Uebertragung aus Meerwasser in die gleiche Lösung durch Regulation der Permeabilität erreicht.

Wollen wir uns ein Urtheil über die Bedeutung dieser Regulationsmechanismen bilden, so dürfen wir uns nicht an den gerade vorliegenden Fall allein halten, sondern müssen unsere Betrachtungen auf eine allgemeinere Grundlage zu stellen suchen. Es darf nicht vergessen werden, dass wir die Objecte in gänzlich abnorme Bedingungen versetzen, und demgemäss nicht erwarten dürfen, dass sie in jedem Stücke zweckmässig auf die Veränderungen der Aussenbedingungen reagiren. Sehen wir uns daher zunächst um, ob Anhaltspunkte für die Annahme vorhanden sind, dass ähnliche Erscheinungen sich im normalen Leben abspielen.

Es sei zunächst daran erinnert, dass bei der stetigen Volumenvergrösserung wachsender Zellen Einrichtungen getroffen sein müssen, welche die Zusammensetzung des Zellsaftes stets den Bedingungen angemessen erhalten, sowohl was seinen osmotischen Druck, als seine quantitative Zusammensetzung anbelangt[1]). Am einfachsten gestaltet sich freilich die Sachlage, wenn ein bestimmter Stoff von aussen bis zur Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes aufgenommen wird. In diesem Falle bedarf es einer regulirenden Thätigkeit seitens des Protoplasmas nicht. Denn wenn durch Volumvergrösserung der Zelle die Concentration im Innern abnimmt, so wird sich das gestörte physikalische Gleichgewicht stets von selbst wieder herstellen: es wird der betreffende Stoff in die Zelle hineindiffundiren, bis die Concentration im Innern wieder ihre frühere Höhe erlangt hat.

Anders, wenn Stoffe von aussen in die Zelle aufgenommen werden, die Aufnahme aber vor Erreichung des Gleichgewichtes sistirt wird. Dass derartige Fälle nicht selten sind, ergab sich mit einiger Wahrscheinlichkeit aus einer Anzahl in der Einleitung angeführter Thatsachen, und wurde für ein concretes Beispiel in der vorliegenden Arbeit speciell bewiesen.

---

1) Ueber Regulation der Zusammensetzung des Zellsaftes vergl. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze, Abhandl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 18 (1892), p. 217; idem, Druck und Arbeitsleistung etc., ibid. Bd. 20 (1893), p. 296.

In solchen Fällen bedarf es, sofern es sich um unentbehrliche Stoffe handelt, deren Concentration nicht unter ein gewisses Maass sinken darf, nothwendiger Weise eines regulirenden Einflusses, den das Protoplasma auf die Stoffaufnahme ausübt. Denn würde zu einem gewissen Zeitpunkte die Aufnahme völlig unterbrochen, so müsste in Folge der Volumzunahme beim Wachsthum, und event. des Verbrauches jener Substanz, deren Concentration fortwährend abnehmen. Um das zu verhüten, muss ein stetes Nachströmen aus dem Aussenmedium in den Zellsaft ermöglicht sein, andererseits aber auch andauernd durch das Protoplasma regulirt werden, da es sonst zur Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes kommen würde. Denken wir z. B. an einen in Zuckerlösung wachsenden Pilz; wir wissen, dass er den Zucker nicht bis zur Erreichung des Concentrationsgleichgewichtes aufnimmt, dass aber trotzdem ein fortwährender Einfluss dieses in die Zelle stattfinden muss, um den durch das lebhafte Wachsthum und den Verbrauch stattfindenden Concentrationsverlust zu decken. Dieser Zufluss muss nun aus den angeführten Gründen stetig geregelt werden, und überdies lehrt uns schon das ungleiche Wachsthum auf Nährböden verschiedener Concentration, dass die Aufnahme, auch ohne zum Diffusionsgleichgewicht zu führen, in ihrer Grösse von der Aussenconcentration abhängt, genau wie wir es in Bezug auf die Salpeteraufnahme unseres Objectes kennen lernten.

Wie solche Regulationsmechanismen functioniren, haben wir an einem Beispiel kennen gelernt. Wir sehen, dass das lebende Protoplasma in dem einfacheren Falle, der Salpeteraufnahme, auf ein gewisses Concentrationsverhältniss zwischen Zellsaft und Aussenlösung gestimmt war, welches nach einer Störung aufs neue hergestellt wurde. An Stelle des einfachen Diffusionsgleichgewichtes ist eine complicirtere Gleichgewichtsform, ein physiologisches Gleichgewicht getreten. Es hat mit jenem gemein die Wiederherstellung nach Störungen nach beiden Richtungen hin, unterschieden ist aber principiell das physiologische Gleichgewicht von dem physikalischen dadurch, dass das letztere sich stets, auch wo es im Organismus zur Geltung kommt, von selbst einstellt, das erstere dagegen zur Herstellung und Erhaltung unter allen Umständen einen Eingriff des lebensthätigen Protoplasmas erfordert.

Ich möchte vergleichsweise auf die geotropischen Erscheinungen hinweisen. Da die Pflanzen den richtenden Einfluss der Schwerkraft nicht entbehren können, andererseits aber die Einnahme rein

physikalischer Gleichgewichtslagen den Anforderungen, die an die Function der einzelnen Organe gestellt werden, nicht genügen würde, sehen wir, dass sie die Fähigkeit besitzen, auf die Schwere durch Einstellung in besondere Gleichgewichte zu reagiren. Zu Grunde liegt überall die durch die Anziehungskraft der Erde ertheilte Massenbeschleunigung; vermöge der specifisch verschiedenen Anlagen und Befähigungen führt diese aber zur Einnahme aller erdenklichen Gleichgewichtslagen, die durch Correctur jeder Abweichung durch den lebensthätigen Organismus erhalten bleiben.

Zweifellos spielen analoge Erscheinungen auch im Stoffumsatz eine grosse Rolle, und sind in hervorragendem Maasse an dessen Selbststeuerung betheiligt[1]). Ein einfacheres Beispiel dieser Art bietet z. B. die Oxalsäurebildung gewisser Schimmelpilze, die bei einer gewissen Höhe der Ansäuerung des Nährbodens regulatorisch sistirt wird, dagegen ununterbrochen fortschreitet, wenn die entstehende Säure sofort gebunden wird.

Complicirte Fälle liegen u. a. bei der Umwandlung der Kohlenhydrate vor, die wir in zahlreichen Phasen der Lebensthätigkeit antreffen: Füllung und Entleerung der Reservestoffbehälter, Lösung und Wiederbildung der Stärke in Chloroplasten und in den Leukoplasten der Wanderungsbahnen u. s. w. Ein Theil der sich hier geltend machenden Regulationen des Stoffumsatzes ist sicher durch Massenwirkung physikochemischer Natur bedingt, in hohem Grade wohl durch die besondere Art, in welcher die Enzyme durch die Producte ihrer Reaction beeinflusst werden, und wodurch diese Reactionen vor Erreichung des chemischen Gleichgewichtes ein Ende finden[2]). Ein anderer Theil dürfte aber sicherlich auf physiologischen Gleichgewichtserscheinungen beruhen, analog denen, die wir im Stoffaustausch kennen lernten. Doch muss ich mich mit diesem Hinweise begnügen. Für eine eingehende Erörterung ist das Thatsachenmaterial noch zu lückenhaft, und so muss dieser Gegenstand ferneren Studien vorbehalten bleiben.

V. Ueber die Speicherung anorganischer Salze.

Ich bemerkte bereits, dass wir die Regulation der Salpeteraufnahme bei Darbietung höherer Concentrationen nicht vom teleo-

1) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I (2. Aufl. 1897), p. 517 ff.

2) Tamann, Die Reactionen der ungeformten Fermente. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 16 (1892), pag. 271 ff.



logischen Standpunkte beurtheilen dürfen, sondern in ihr nur eine unter gänzlich abnormen Bedingungen eintretende Reaktionsweise zu erblicken haben; anschliessend suchte ich darzulegen, dass ähnliche Mechanismen im normalen Leben der Pflanzen eine grosse Rolle spielen.

Nunmehr haben wir aber die Frage aufzuwerfen, wie sich unser Versuchsobject unter natürlichen Bedingungen gegenüber dem Salpeter des Aussenmediums verhält, und werden dabei finden, dass hier ganz andere Verhältnisse platzgreifen: aus der ausserordentlichen Verdünnung, in welcher im Meerwasser der Salpeter gelöst ist, vermag die Alge ihn bis zu merklicher Concentration zu speichern, die gewöhnlich einem Gehalte von etwa 0,1 % $NaNO_3$ entspricht, in einem Falle sogar den Werth von 0,3 % erreichte. Im Meerwasser war dagegen am Fundorte des Objectes (Sa. Lucia) nur eine äusserst geringe, kaum sicher bestimmbare Menge vorhanden: aus dem Rückstande von 220 ccm erhielt ich nur 1,1 ccm NO, also 0,002 % $NaNO_3$. Wasser, welches in etwas grösserer Entfernung von der Küste geschöpft war, wies im Rückstande nur eine kaum merkliche Diphenylaminreaction auf.

Unter diesen Umständen ist die Fähigkeit der Nitratanhäufung von grosser Bedeutung für die Meeresalgen, und ich konnte vermittelst der Diphenylaminreaction bei einer Anzahl beliebig herausgegriffener Formen der verschiedensten Gruppen ihr Vorhandensein constatiren: ich nenne *Chaetomorpha aerea*, *Taonia atomaria*, *Bryopsis Penicillum*, *Ulva Lactuca*, *Enteromorpha*, *Griffithsia opuntioides*, *Antithamnion cruciatum*, *Halyseris polypodioides*, *Cutleria multifida*, *Scytosiphon lomentarius*, *Ceramium* spec. u. a. mehr. Dazu ist zu bemerken, dass diese Algen keineswegs immer die Salpeterreaction aufweisen. Auch wird deren Vorhandensein nicht ausschliesslich durch die Zusammensetzung des Wassers bestimmt, da ich mitunter neben salpeterhaltigen Algen an demselben Fundorte salpeterfreie Exemplare anderer Arten fand, die sonst die Fähigkeit der Speicherung besitzen. Die sich hieran knüpfenden stoffwechselphysiologischen Fragen lagen dem Gegenstande meiner Untersuchung fern, und würden nur durch umfassende, eigens darauf gerichtete Studien zu beantworten sein. Ich will nur das eigenthümliche Verhalten von *Cutleria multifida* erwähnen. Diese Alge wies an den Thallusspitzen, die in lebhaftem Wachsthum begriffen sind, intensive Salpeterreaction auf, während die erwachsenen Partien sie nicht oder nur in ganz schwachem Maasse zeigten. So-

bald aber an diesen die Entwickelung der Geschlechtsorgane begann, trat die Reaction local, an den in Zelltheilung begriffenen Partien, wieder auf. Erwähnt sei noch, dass ich bei wiederholter Prüfung *Dictyota dichotoma* stets salpeterfrei fand; ob dieses Verhalten durchaus constant ist und auf irgendwelchen stoffwechselphysiologischen Besonderheiten beruht, wäre einer eingehenderen Untersuchung werth.

Ueber den Punkt, der an dieser Stelle im Vordergrunde unseres Interesses steht, vermag ich freilich in diesem Falle ein Urtheil nicht abzugeben: ich muss die Frage nach der Mechanik dieser Speicherung offen lassen.

Wenn auch nach allen bisherigen Erfahrungen[1]) angenommen werden darf, dass der Salpeter von aussen aufgenommen wird und nicht ein Stoffwechselproduct der Zelle darstellt, so kann doch nach den in den citirten Abhandlungen Pfeffer's und in der vorliegenden Arbeit angedeuteten Principien die Speicherung des Salpeters — und auch die oben kurz berührte Phosphatspeicherung — in mannigfacher Weise zu Stande kommen. Wir sahen, dass die Entscheidung der Frage, ob es sich um Aufnahme unter activer Arbeitsleistung gegen die osmotischen Kräfte handelt, zu erbringen ist, wenn das gespeicherte Salz einen beträchtlichen Antheil an der Herstellung des osmotischen Druckes hat. In unserem Falle sind aber die in Betracht kommenden Werthe zu klein.

Entscheidende Resultate werden sich vielleicht an gewissen Landpflanzen erhalten lassen, bei denen die Turgorkraft zum grössten Theile der Speicherung anorganischer Salze ihre Entstehung verdankt. Beispiele hierfür lehren uns die Untersuchungen von de Vries[2]) kennen. Z. B. wird in den Blattstielen von *Gunnera scabra* der osmotische Druck des Zellsaftes mehr als zur Hälfte durch gespeichertes KCl erzeugt, und da die ganz jungen Stiele annähernd den gleichen Salzgehalt aufweisen, wie die ausgewachsenen, muss diese Speicherung ununterbrochen ihren Fortgang nehmen. In diesem Falle ist es a priori recht unwahrscheinlich, dass die Salzmoleküle an organische Substanzen gebunden sind: die Bedeutung der Speicherung liegt hier wohl in der Herstellung des osmotischen

1) Vergl. E. Schulze, Ueber das Vorkommen von Nitraten in Keimlingen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 22 (1896), p. 82.

2) de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV (1884), p. 587.

Druckes; wären aber die Salzmoleküle an diejenigen anderer Stoffe gebunden, so kämen sie in dieser Beziehung nicht in Betracht.

Principiell liegt, wie schon aus den Thatsachen des vorigen Kapitels hervorgeht, gegen die Vorstellung einer Stoffaufnahme unter Arbeitsaufwand gegen die osmotischen Kräfte in diesen Fällen kein Bedenken vor; auf die theoretische Seite des Problemes werden wir im folgenden Kapitel zurückkommen.

VI. Zur Theorie des Stoffaustausches.

Kehren wir nunmehr zu dem Ausgangspunkte unserer Studien zurück, nämlich zur Erörterung der Fragen, die sich auf die Regulation des Stoffaustausches durch den lebendigen Organismus beziehen.

Im Laufe unserer Untersuchungen lernten wir Fälle kennen, die in einwandfreier Weise die Veränderlichkeit der Permeabilitätsverhältnisse bewiesen, und haben nunmehr in Erwägung zu ziehen, was für Schlüsse allgemeiner Art sich hieraus ziehen lassen.

Auf Grund der physiologischen Thatsachen hat Pfeffer gelegentlich seiner Untersuchungen über das Eindringen der Anilinfarben den Satz ausgesprochen, dass für die Möglichkeit der Aufnahme gelöster Körper nicht die Grösse der intermicellaren Interstitien der Plasmahaut, resp. die der Moleküle des gelösten Stoffes entscheidend sind, sondern dass es hierbei vorwiegend auf die Wechselwirkungen ankommt, die zwischen der lebenden Substanz und dem gelösten Stoffe stattfinden. Von physikochemischer Seite sind dann die Bedingungen der Wanderung gelöster Körper durch Membranen verschiedener Art näher studirt worden, und allgemein ist man zu einem Ergebnisse gelangt, das dem eben angeführten Satze analog ist. Dass nämlich die Durchlässigkeit einer Membran durch die auswählende Löslichkeit bestimmt wird: es vermögen nur diejenigen Körper hindurchzugehen, die in der Membran löslich sind, alle anderen sind von dem Durchtritte ausgeschlossen. Nernst[1]) illustrirt diese Anschauungsweise durch einen einfachen Versuch, in welchem zwei Schichten von Aether-Benzolgemischen durch eine wasserdurchtränkte Haut getrennt sind: diese Haut verhält sich dem Gemische gegenüber wie eine semipermeable Membran: sie lässt

1) Nernst, Ein osmotisch. Versuch. Zeitschr. f. physikal. Chemie, VI (1890), p. 37.

nur den Aether, der in Wasser löslich ist, hindurchtreten, ist aber für das unlösliche Benzol undurchlässig. Sind die beiden getrennten Schichten verschieden zusammengesetzt, so wird Aether nach derjenigen Seite übergehen, in welcher er sich in geringerer Concentration befindet, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Es sei nochmals auf die Thatsache hingewiesen, dass zwar die Löslichkeit des Aethers in Wasser Bedingung für die Einstellung des Gleichgewichtes ist, dass aber darüber hinaus die Grösse dieser Löslichkeit keinen Einfluss auf die schliessliche Vertheilung des durchtretenden Stoffes in den anstossenden Flüssigkeitsschichten hat, eine Thatsache, die wir in thierphysiologischen Schriften nicht immer gebührend berücksichtigt finden.

Dieses Princip der auswählenden Löslichkeit soll nun nach Nernst, Tamann[1]), Walden[2]) u. a. für die Durchlässigkeitsverhältnisse aller Membranen massgebend sein, während die Grösse der molekularen Interstitien von keinem entscheidenden Einflusse ist.

Dass aber auch auf rein physikalischem Boden noch nicht Alles in wünschenswerther Weise geklärt ist, lehrt ein interessanter und für die Physiologie sehr beachtenswerther Versuch von Walden (l. c.). Dieser Forscher constatirte an gewissen Membranen Permeabilität für Chlornatrium und für Oxalsäure, während Natriumoxalat nicht hindurchtrat, obwohl seine Ionen in den beiden ersten Salzen enthalten sind. Das Verhalten des letzteren Salzes ist daher recht auffallend. Ungezwungen liesse es sich durch die Annahme erklären, dass die beiden hindurchtretenden Salze die Membran undissociirt passiren, womit aber nicht im Einklange steht, dass die Diffusionsgeschwindigkeit von Säuren durch derartige Membranen mit deren Dissociationsgrade steigt.

Wie dem auch sei, diese Thatsachen lehren uns, dass hier recht complicirte Verhältnisse obwalten, und Wechselwirkungen zwischen Diffusionsmembran und diffundirendem Stoff stattfinden, die wir zur Zeit noch nicht klar zu überblicken vermögen. Um so mehr müssen wir Vorsicht üben bei Versuchen, die Verhältnisse am lebenden Organismus auf ihre physikalischen Ursachen zurückzuführen. Ein derartiger Versuch ist von Overton in den eingangs citirten Arbeiten gemacht worden. Wir sahen, dass dieser

1) Tamann, Ueber die Permeabilität der Niederschlagsmembranen. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. X (1892), p. 255.

2) Walden, Ueber Diffusionserscheinungen an Niederschlagsmembranen. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. X (1892), p. 699.

Autor auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen über das diosmotische Verhalten einer grösseren Anzahl von Körpern zu dem Schlusse geführt wurde, das diosmotische Verhalten des Protoplasmas sei in einer Imprägnation der Plasmahaut mit einem Cholesterin-Lecithingemisch begründet. Wenn wir uns auch der Bedeutung von Overton's Untersuchungen nicht verschliessen, so vermögen wir darin doch im günstigsten Falle nur die Präcisirung einer der statischen Eigenschaften des Protoplasmas zu erblicken, die besonders dann zu klarem Ausdrucke gelangen wird, wenn es sich um Versuche mit Stoffen handelt, die im normalen Stoffwechsel keine Rolle spielen, wie z. B. die Anilinfarben.

Regulationsmechanismen aber, welche die Permeabilitätsverhältnisse je nach Bedürfniss zu ändern im Stande sind, vermögen wir weder auf diesem, noch auf irgend einem anderen Wege zur Zeit genau zu erklären. Da, wie wir sehen, die Permeabilität für einen Stoff von dessen Wechselbeziehungen zu den Theilchen der Membran abhängt, so können wir nur die allgemeine Bemerkung daran knüpfen, dass — wie ja auch die Thatsachen des Stoffwechsels lehren — die lebenden Protoplasmatheilchen mit den ihnen einverleibten Bau- nnd Betriebsstoffen in mannigfach veränderliche Beziehungen zu treten im Stande sind, die wir auf ihre physikochemische Basis noch nicht zurückführen können.

Soviel über die physikalische Seite des Problems; wir wollen nunmehr dazu übergehen, es vom physiologischen Standpunkte zu beleuchten. Bei der Verschiedenheit der in einer Zelle localisirten Functionen und den Veränderungen, welchen das gesammte Leben der Organismen mit dem Wechsel der Jahreszeiten unterliegt, dürfen wir annehmen, dass Veränderung der Permeabilitätsverhältnisse ein häufig angewandtes Mittel zur Regulation des Austausches darstellt. Es ist Aufgabe der empirischen Forschung, im einzelnen Falle diese Thatsache zu constatiren; ich kann mich hier auf die Anführung einzelner Beispiele beschränken, in denen wir mit einiger Wahrscheinlichkeit einen derartigen Vorgang a priori erwarten dürfen.

Vor allem werden dadurch die in der Einleitung erwähnten Widersprüche zu erklären sein, die oft zwischen dem Verhalten in der Plasmolyse und den Thatsachen des Stoffwechsels zu constatiren sind. In methodischer Beziehung ergiebt sich, dass die Plasmolyse kein sicheres Mittel zur Constatirung der Impermea-

bilität abgiebt. Denn ihre Anwendung für diesen Zweck beruht auf der Voraussetzung, dass die Durchlässigkeit der Plasmahaut für einen gelösten Stoff dessen Aufnahme bis zum Concentrationsgleichgewicht zur Folge haben müsse. Diese Annahme braucht aber, wie die Thatsachen lehrten, nicht realisirt zu sein, und somit kann die Plasmolyse trotz theilweisen Eindringens des plasmolysirenden Stoffes bestehen bleiben. Ein analoges Verhalten dürfen wir erwarten, wenn ein Organismus Nährstoffe aus der Aussenlösung aufnimmt, ohne es zur Herstellung des Concentrationsgleichgewichtes kommen zu lassen. Solche Fälle lernten wir aus den oben citirten Arbeiten insbesondere bei Schimmelpilzen kennen.

Eine Veränderlichkeit der Permeabilität wird für die Pflanze dann von grossem Vortheile sein, wenn zur Erzeugung des nothwendigen osmotischen Druckes Stoffe verwendet werden, die gleichzeitig in denselben Geweben wandern müssen. Dass solche Fälle vorkommen, lehren die einschlägigen Untersuchungen von de Vries (l. c.), aus denen sich entnehmen lässt, dass vielfach z. B. anorganische Salze den Hauptantheil der Turgorkraft erzeugen, also Stoffe, für die eine Wanderung von Zelle zu Zelle unbedingt erforderlich ist. Eine nähere Discussion dieser Fälle würde Kenntnisse über Einzelheiten des Wanderungsvorganges voraussetzen, über die wir zur Zeit nicht verfügen, und so beschränke ich mich auf diesen kurzen Hinweis.

Ein instructives Beispiel, das wir etwas weiter in die Einzelheiten hinein verfolgen können, bietet uns die Secretionsmechanik der Nektarien, welche durch die Untersuchungen von Wilson[1]) klargelegt worden ist. Die Secretion verläuft dessen Angaben zufolge so, dass die secernirenden Zellen zuerst gelöste Stoffe (Zuckerarten) ausscheiden, die, in einer gewissen Menge angehäuft, der Zelle durch osmotische Saugung Wasser entziehen. Den Beweis dafür lieferte bekanntlich die Thatsache, dass völlige Entfernung des Secretes den Stillstand der Wasserausscheidung zur Folge hatte, während diese nach unvollständiger Wegnahme ihren Fortgang nahm, indem Reste des Secretes die osmotische Saugung fortsetzten. Diese Secretionsmechanik setzt voraus, dass nach der Ausscheidung des Zuckers ein Concentrationsunterschied zwischen der Zuckerlösung im Zellsaft und der ausserhalb der Zelle befind-

1) Wilson, On the cause of the excretion of water on the surface of nectaries. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. I (1881), p. 1.

lichen zu Gunsten der letzteren geschaffen wird. Das kann durch Verdunstung der Aussenflüssigkeit, oder durch Verbrennung des Zuckers im Innern, übrigens auch durch dessen Rückverwandlung in Stärke geschehen. Bedingung für das nachherige Zustandekommen der osmotischen Saugung ist aber, dass diese Differenz sich nicht wieder durch Aufnahme des Zuckers in die Zelle ausgleicht, und dazu muss der Protoplasmakörper, der früher diesen Stoff selbst ausgeschieden hat, nunmehr für ihn impermeabel werden, es muss also eine Veränderung der Durchlässigkeitsverhältnisse vor sich gehen.

Wir wenden uns nunmehr der Besprechung eines verwandten Problems zu, desjenigen der einseitigen Permeabilität, und haben uns die Frage vorzulegen, ob es Fälle giebt, in denen der Protoplasmakörper zwar in einer Richtung, nicht aber in der entgegengesetzten für gewisse Stoffe durchlässig ist. Die Vorstellung, dass diese Erscheinung im Stoffaustausch eine grosse Rolle spielt, ist sehr verbreitet und wurde namentlich von Janse[1]) vertreten. Die Versuche, auf welche er sich stützt, bestehen im wesentlichen darin, dass er *Spirogyra*-Fäden, die nach einem Aufenthalt in $NaNO_3$-Lösung Diphenylaminreaction aufwiesen, in Kochsalzlösung oder reines Wasser übertrug. Im ersten Falle zeigten die Objecte noch nach 78 Tagen die Reaction in starkem Maasse, im zweiten liess sich eine allmähliche Abnahme constatiren, die aber nach Janse auf die mit dem lebhaften Wachsthum verbundene Volumvergrösserung zurückzuführen ist.

Dass diese Experimente für die Janse'sche Erklärungsweise keine einwandfreie Grundlage abgeben, hat Pfeffer[2]) betont. Den von diesem Autor angeführten Argumenten lässt sich nunmehr noch der Hinweis auf die Veränderlichkeit der Permeabilität bei Uebertragung aus einer Lösung in die andere hinzufügen.

Diese Möglichkeit wird überhaupt den experimentellen Nachweis der einseitigen Permeabilität auf dem von Janse eingeschlagenen Wege auf das äusserste erschweren, wenn nicht unmöglich machen. Wir wollen deshalb versuchen, ob wir auf dem Wege theoretischer Betrachtung zu einem Ziele kommen.

1) Janse, Die Permeabilität des Protoplasma. Versl. an Mededeel. d. kon. Akad. d. Wet. Natuurk., 3. R., 4 Bd. (1888), p. 332.

2) Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen. Abhandl. d. k. s. Ges. d. Wiss., Bd. 16 (1890), p. 288 f.

Fassen wir zunächst die leblosen Membranen ins Auge. Wie oben dargelegt, kann ein Körper nur dann eine solche passiren, wenn er von derselben aufgenommen wird, d. h. in ihr löslich ist. Der Vorgang des Durchtrittes bis zum Diffusionsgleichgewicht stellt also nichts anderes dar, als die Vertheilung des Stoffes zwischen drei Lösungsmitteln — der Scheidewand und den zwei anstossenden Flüssigkeitsschichten; die unbedingt erfolgende Herstellung dieses Gleichgewichtes wird nun je nach der Vertheilung des Stoffes einmal das Durchwandern der Membran in einer, das andere Mal in der entgegengesetzten Richtung erfordern, und es kann auf diese Weise eine einseitige Permeabilität nicht zu Stande kommen.

Sofern wir aber im lebenden Organismus auf einseitig durchlässige Scheidewände stossen, muss ihre Existenz durch die besonderen hier obwaltenden Verhältnisse ermöglicht werden.

Am einfachsten können wir uns diese Möglichkeit dann vorstellen, wenn wir uns auf den Boden der anschaulichen kinetischen Theorie der Lösungen stellen, welche bekanntlich annimmt, dass die gelösten Moleküle gleich denen eines Gases in beständiger fortschreitender Bewegung begriffen sind. Auf Grund dieser Vorstellung käme die Erhaltung der einmal erreichten Concentrationsgleichheit zu beiden Seiten einer durchlässigen Scheidewand dadurch zu Wege, dass in der Zeiteinheit gleich viel gelöste Moleküle in der einen, wie in der entgegengesetzten Richtung die Membran durchwandern.

Könnten nun die Molecüle nur in einer Richtung die Wand passieren, und würden sie in irgend welcher Weise am Durchtritte nach der entgegengesetzten Seite hin gehemmt, so müssten sie sich auf jener Seite der Membran, nach welcher ihnen der Zugang offen steht, in erhöhter Concentration anhäufen; es würde demnach schliesslich der gelöste Stoff von dem Orte geringerer nach dem Orte höherer Concentration übergehen; und da diese Lösung wiederum erhöhte Anziehungskraft auf das Lösungsmittel jenseits der Scheidewand ausüben würde, so könnte unter geeigneten Umständen schliesslich die gesammte Lösung auf die eine Seite der Membran transportirt werden.

Ein derartiger Vorgang kann aber selbstverständlich nicht vor sich gehen, ohne dass in der Membran in irgend welcher Weise eine entsprechende Arbeitsleistung erfolgt; dem entspricht ja auch, dass bei leblosen Systemen eine einseitige Permeabilität, wie sahen, nicht möglich ist. Bleiben wir auf dem Boden der kinetis

Vorstellung, so können wir, um ein anschauliches Bild zu erhalten, uns denken, dass die in einer Richtung sich bewegenden Moleküle von den Theilen der lebendigen Substanz einen gleich grossen, entgegengesetzt gerichteten Bewegungsimpuls erhalten.

Doch das soll nichts weiter, als eine bildliche Umschreibung sein. Wir können aber aus unseren Erörterungen einige Schlüsse ziehen, die wir zum Theil durch die Thatsachen bestätigt finden werden.

Einmal ist daraus zu entnehmen, dass einseitige Permeabilität nie in Frage kommen kann, wenn es sich darum handelt, die zur Erzeugung des Turgordruckes bestimmten Stoffe in der Zelle zurückzuhalten. Denn wir sahen, dass jene Eigenschaft, wenn wir nunmehr von jeder speciellen Vorstellung abstrahiren, zur Voraussetzung hat, dass der Protoplasmakörper gegen die diosmotischen Kräfte mit einem Arbeitsaufwand entgegenwirkt, der die sonst eintretende Exosmose verhindert. Zur Entstehung des Turgors dürfen aber die osmotischen Kräfte unbedingt nicht im Protoplasmakörper äquilibriert werden, sondern müssen auf die Zellmembran wirken, und diese in elastische Spannung versetzen. Zur kinetischen Vorstellung zurückkehrend, nehmen wir an, dass im letzteren Falle die sich bewegenden Moleküle durch ihren Anprall an die Wand die Spannung erzeugen, während bei einseitiger Permeabilität die Kraft der Stösse bereits durch die entgegengesetzt gerichteten Bewegungsimpulse der lebenden Protoplasmatheilchen aufgehoben wird, und es demnach zu einer elastischen Spannung der Membran nicht kommt.

Wir werden aber dann Einrichtungen dieser Art erwarten dürfen, wenn es sich für den Organismus darum handelt, an irgend einer Stelle den Transport von Flüssigkeiten oder gelösten Stoffen ohne Rücksicht auf die osmotischen Verhältnisse zu bewirken. Ein ausgezeichnetes Beispiel dieser Art bietet uns die thierische Physiologie in dem Epithel des Dünndarms, welches die Aufgabe hat, die Resorption der im Darm befindlichen Flüssigkeit, ihren Transport aus dessen Lumen in die Blutbahn zu bewirken. Dass dieser Transport nicht nach den Gesetzen der Diffusion erfolgt, zeigte Heidenhain[1]) durch Versuche, in denen NaCl-Lösungen in das Blut übergeführt wurden, deren Salzgehalt geringer war, als derjenige des Blutserums. Es ist nun interessant, dass, wie Cohn-

1) Heidenhain, Neue Versuche über Aufsaugung im Dünndarm. Pflügers Archiv Bd. 56 (1894) p. 579.

heim[1]) fand, das Darmepithel in ausgezeichneter Weise einseitig permeabel für NaCl ist: dieses wandert zwar unter allen Umständen vom Darmlumen in die Blutbahn, beim Einbringen chloridfreier Lösungen in den Darm tritt aber durch das intacte Epithel kein Chlorid aus dem Blut in dessen Lumen über.

Solche Verhältnisse können sehr wohl auch bei Pflanzen obwalten, wenn es sich um Aufnahme oder Ausgabe von Stoffen unter Arbeitsleistung gegen den osmotischen Druck handelt. In der That ist ja die Herstellung einseitiger Permeabilität nichts anderes als ein besonderer Modus für die Ueberwindung der diosmotischen Kräfte.

Es braucht aber kaum hervorgehoben zu werden, dass dies keineswegs die einzige Möglichkeit für den Verlauf derartiger Vorgänge ist, und sicherlich liegen die Verhältnisse anders in denjenigen Fällen, in denen unter Arbeitsaufwand Wasser aus der lebensthätigen Pflanzenzelle hervorgepresst wird, wie z. B. bei der Erzeugung des Blutungsdruckes. Dass es hierbei auf zweckentsprechende Verwerthung osmotischer Druckwirkungen ankommt, steht wohl ausser Zweifel[2]). Auf jeden Fall bedarf es aber hierzu der Thätigkeit des Protoplasmas; denn da der Blutungssaft eine verdünntere Lösung darstellt, als dem osmotischen Drucke der erzeugenden Zellen entspricht, also durch den Secretionsprocess ein Theil des Lösungsmittels von der Lösung getrennt wird, kann dieser nicht, wie Sachs sich vorstellte, durch das blosse Bestehen von Differenzen im Filtrationswiderstande des Protoplasmas erklärt werden[3]). Godlewski stellt sich in anschaulicher Weise den Vorgang so vor, dass die activen, den Tracheïden anliegenden Zellen periodische Schwankungen des osmotischen Druckes ausführen. Dementsprechend wird das Volumen dieser Zellen abwechselnd vergrössert und verkleinert, und während der letzteren Periode findet natürlich Wasseraustritt statt. Da nun auf der den Tracheïden anliegenden Seite der Filtrationswiderstand des Protoplasmas kleiner sein soll als auf der entgegengesetzten, würde auf diese Weise das Einpressen von Wasser in die Tracheïde erfolgen.

---

1) Cohnheim, Ueber Dünndarmresorption. Zeitschrift für Biologie, Bd. 36 (1898), p. 129.

2) Vergl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen, Leipzig 1878, p. 223 ff.; Pflanzenphysiologie I (2. Aufl. 1897), p. 249 ff.

3) Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XV (1884), p. 598 ff.



Ob dieser Mechanismus, der nebenbei bemerkt mit dem bekannten Bewegungsmechanismus der Cynareen-Staubfäden im Princip identisch ist, in Wirklichkeit den Blutungsdruck erzeugt, müsste durch die empirische Forschung festgestellt werden. Jedenfalls lehrt aber die hier angedeutete Möglichkeit der Verwerthung osmotischer Druckwirkungen für Arbeitsleistung im Stoffaustausch, dass auch diese Vorgänge sich in Bezug auf ihre Energiequelle ebenso verhalten können, wie es Pfeffer in seinen Studien zur Energetik für die Leistungen der Pflanze im allgemeinen eingehend dargelegt hat: dass nämlich die Betriebskräfte nicht unmittelbar in der Athmung ihre Quelle haben müssen, sondern dass ebensowohl andere, hier osmotische Energiepotentiale dabei verwendet werden können, die durch die Lebensthätigkeit, namentlich durch den Stoffwechsel der Pflanze erzeugt werden.

Neapel, Zoologische Station, Mai 1902.

Ueber die Widerstandsfähigkeit trockener pflanzlicher Organismen gegen giftige Stoffe.

Von

Walther Kurzwelly.

Einleitung.

Die Natur hat viele Pflanzen aufzuweisen, welche das Austrocknen ungeschädigt vertragen können. Wir wissen, dass sie in diesem Zustande grosse Resistenz gegen äussere Einflüsse gewinnen. Es zählen hierher Moose, Flechten und Spaltpilze. Viele dieser Pflanzen vertragen, wie ja schon ihr Standort beweist, das Austrocknen selbst bis zur grössten Dürre sehr gut und in beliebiger Wiederholung. Vor allem aber sind die Samen der phanerogamen und die Sporen der kryptogamen Pflanzenwelt austrocknungsfähig.

In Samen und Sporen liegen uns durch harte Schalen respective derbe Membranen und in manch anderer Weise geschützte und widerstandsfähig gemachte Gebilde vor, sie befinden sich daher den vegetativen Moosen, Flechten und Spaltpilzen gegenüber im Vortheil, denen derartige schützende Einrichtungen fehlen.

Der austrocknungsfähige Organismus wird durch anhaltende Wasserentziehung während der Dauer derselben in einen Zustand der Ruhe versetzt. Der Begriff des Ruhezustandes ist hier mit dem der Trockenstarre eng verknüpft, so eng, dass beide Begriffe für einander eingesetzt werden. Denn in einer Zelle tritt nicht eher der unveränderliche Ruhezustand ein, als bis der Gehalt an Wasser, sei es nun hygroskopisch oder chemisch gebunden, auf ein gewisses Minimum reducirt ist. Erst dann versinkt der Organismus in seinen scheintodähnlichen Zustand. Andererseits ist wasserfreies lebensthätiges Protoplasma nicht denkbar, und selbst für die schwächste Regung einer Lebensäusserung, für den geringsten Vorgang, der sich im Protoplasmaleibe abspielt, muss eine gewisse

minimale Wassermenge gegenwärtig sein. Auch hier gilt der Satz: corpora non agunt nisi soluta.

In dem in Trockenstarre ruhenden Organismus sind daher auch alle Functionen bis auf ein gewisses Minimum brachgelegt. Sie können vollkommen aufgehoben werden, wenn man auf künstlichem Wege die Objecte gänzlich austrocknet; es tritt dann der Fall absoluter Ruhe ein. So zeigt Kochs[1]), dass bei Samen, welche durch Quecksilberluftpumpe und Phosphorsäureanhydrid getrocknet waren, jedwede Athmung ausbleibt, indem noch nach Monaten die jene Samen umgebende, abgeschlossene Luft sich als völlig normal erwies.

Gleichzeitig wird durch die Austrocknung den Samen, Sporen und dergleichen ein mächtiger Schutz gewährt, der ihnen über viele Klippen hinweghilft: Die Empfindsamkeit des in Starre befindlichen Organismus ist erheblich verringert, er weist äusseren Einflüssen gegenüber grosse Resistenz auf, eine weit grössere jedenfalls, als sie der lebende mit Wasser imbibirte Protoplast im entsprechenden Falle leisten kann. Dies ist eine bekannte Thatsache, für die ja die Natur selbst jederzeit die schönsten Beweise liefert. Zu den physikalischen Einflüssen, wie Kälte, Wärme, Licht, gesellen sich die zahllosen Einflüsse chemischer Natur, die mit jenen auch noch vielfach gleichzeitig in Wirkung treten.

Wissenschaftlich ist namentlich auf dem Gebiete der physikalischen Einflüsse[2]), wobei ja chemische Veränderungen im Innern des Protoplasten eine Rolle spielen können, gearbeitet worden. Hauptsächlich wurde die Einwirkung extremer Temperaturen studirt, wurden doch hier die wichtigen grundlegenden Thatsachen der Sterilisation aufgestellt.

Ist auch im allgemeinen die Frage der Einwirkung chemischer Substanzen auf pflanzliches Protoplasma schon sehr viel untersucht worden, so hat man doch bislang die specielle Frage, in welcher Weise wasserfreie chemische Agentien auf trockenstarres Protoplasma einwirken, eingehend noch nicht behandelt. So sind die in der Literatur hierüber vorhandenen Angaben zum Theil knapp gehalten und tragen zuweilen den Charakter der mehr nebenbei angestellten Beobachtungen. Eine zusammenstellende, die ver-

---

1) W. Kochs, Biologisches Centralblatt 1890, Bd. X, p. 684; s. auch Litt. bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, p. 576; Bd. II, 1. Theil, p. 282.

2) S. Litt. bei Pfeffer, Pflanzenphys., 1. Aufl., Bd. II, p. 434, und 2. Aufl., Bd. II, Th. 1, p. 293 u. 321; Flügge, Mikroorganismen, 1896, Bd. I, p. 437 ff.

schiedenen Punkte gleichzeitig ins Auge fassende und miteinander vergleichende Arbeit ist noch nicht ausgeführt. Auf den Vorschlag meines verehrten Lehrers, des Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. Pfeffer, entschloss ich mich gern, an diese Frage näher heranzutreten.

Wenden wir uns in der bereits vorliegenden Literatur zunächst zu denjenigen Versuchen, die mit trockenen Pilz- oder Bakteriensporen und Hefen gemacht worden sind.

Gelegentlich seiner Untersuchungen über die Keimung der Pilzsporen macht H. Hoffmann[1]) darauf aufmerksam, dass mit Weingeist angefeuchtete Sporen von *Botrytis vulgaris* nach dem Abdunsten desselben noch auskeimten, dass *Peziza repanda* durch 24stündiges Liegen in absolutem Alkohol nicht geschädigt wurde.

Weitere Mittheilungen machen dann Pasteur[2]) und Claude Bernard[3]). Ersterer fand, dass Sporen des *Bacillus anthracis* durch mehrtägige Einwirkung von absolutem Alkohol nicht angegriffen wurden, dass hingegen vegetative Milzbrandbacillen alsbald vernichtet wurden. Letzterer operirte mit getrockneter und fernerhin mit frischer Bierhefe. Auf beide liess er absoluten Alkohol einwirken. Die frische vertrug einen viertägigen Aufenthalt, während die getrocknete, 1 $^1/_2$ Jahre lang in Alkohol aufbewahrt, sich noch keimfähig zeigte.

Die Pasteur'sche Angabe konnte Koch[4]) bestätigen. In seiner Arbeit über Desinfection theilt er mit, dass er trockene Milzbrandsporen 110 Tage lang der Einwirkung von absolutem Alkohol aussetzte, ohne dass dieselben getödtet worden wären. Ebenso wenig vermochte die Sporen 50 % wie 30 % Alkohol nach 110 Tagen abzutödten. Dagegen bewirkte bereits 8 % Alkohol völlige Entwickelungshemmung seiner Milzbrandkulturen, welche demnach noch keine Sporen gebildet haben konnten.

Fernerhin behandelte Koch trockene Milzbrandsporen mit Schwefelkohlenstoff (20 Tage), Chloroform (100 Tage), Benzol (20 Tage): die Sporen keimten, in günstige Bedingungen versetzt, aus. Jedoch wirkte Aether nach 30 Tagen bereits tödtlich.

Die Unwirksamkeit des absoluten Alkohols auf Milzbrandsporen beweisen schliesslich auch noch Krönig und Paul[5]). Sie

---

1) H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Botan. 1860, Bd. II, p. 331.
2) Pasteur, Compt. rend. 1877, Tome 85, p. 104.
3) Claude Bernard, Leçons sur l. phénom. d. l. vie 1878, T. 1, p. 95.
4) Koch, Mittheil. aus d. Kaiserl. Ges.-Amte, 1881, Bd. I, p. 263.
5) Krönig u. Paul, Zeitschr. f. Hyg. u. Infect., 1897, Bd. XXV, p. 91.

weisen aber nach, dass Methyl- oder Aethylalkohol, einer wässerigen Quecksilberchlorid- oder Höllensteinlösung in bestimmtem Procentgehalt hinzugefügt, deren Desinfectionswerth erhöhen.

Die gleichen Resultate bringen die zu fast derselben Zeit veröffentlichten Arbeiten von Epstein[1]) und Minervini[2]).

Schliesslich stellte Lode[3]) an frischen, turgescenten Sporen verschiedener Aspergillusarten Abtödtungsversuche mit Alkohol an, die eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen absoluten Alkohol ergaben.

Was die hierher gehörenden Versuche an Samen anbelangt, so ist die älteste Angabe bei Nobbe[4]) zu finden. Derselbe constatirt, dass Rothkleesamen 21 Monate lang den Aufenthalt in absolutem Alkohol vertragen. Mit Wasser verdünnter Alkohol wirkte sehr bald schädlich, namentlich auf Lein und Weizen. Auch Aether liess er 10 Tage lang ohne Schädigung auf die Samen einwirken.

Umfassende Versuche an Samen (speciell *Medicago*) stellte Italo Giglioli[5]) an mit Gasen (wie CO_2, CO etc.) und Flüssigkeiten. Er zeigt vor allem, dass trockene Samen weit widerstandsfähiger sind als feuchte, dass Alkohol, Aether und dergleichen den trockenen Objecten erst nach langer Zeit schädlich werden, und schliesslich, dass Gifte, in Alkohol oder Glycerin gelöst, nicht anders wirken, als Alkohol und Glycerine allein.

Ueber bedeutende Schädigung von Weizen durch eine Schwefelkohlenstoff-Atmosphäre berichtet Ed. Prillieux[6]). Nach 21 tägiger Einwirkung keimten kaum noch 30 % der Früchte aus. Gleichzeitig bemerkt Prillieux schon nach drei Tagen einen Rückgang in der Schnelligkeit des Auskeimens.

Hingegen wirken nach Romanes[7]) Aether- und Chloroformdämpfe nicht oder nur sehr wenig ungünstig auf Samen ein. Romanes studirte 1893 die Einwirkung gewisser Gase und Dämpfe auf trockene Samen verschiedener Pflanzen und dehnte seine Ver-

---

1) F. Epstein, Zeitschr. f. Hyg. u. Infect., 1897, Bd. XXIV. p. 1—21.

2) R. Minervini, Zeitschr. f. Hyg. u. Infect., 1898, Bd. XXIX, p. 128 ff. — p. 136 ff.

3) A. Lode, Arch. f. Hyg., 1902, Bd. XLII. Heft 2, p. 141.

4) Nobbe, Samenkunde, 1876, p. 116 u. 283.

5) I. Giglioli, Gazzetta chimica italiana, 1879, Bd. IX, p. 474—505.

6) E. Prillieux, Bull. de la soc. botan. de Fr., 1878, Tome XXV, p. 98—99 u. p. 155—158.

7) G. J. Romanes, cit. bei H. Brown u. F. Escombe, Proceed. of the Royal Soc., 1897, Bd. LXII, p. 160.

suche zwölf Monate aus, ohne eine wesentliche Schädigung der Samen zu erzielen.

Aehnliches constatirte Coupin[1]) bei seinen Versuchen an trockenen Samen mit Aether- resp. Chloroformdämpfen, die sich allerdings nur auf einen Zeitraum von ca. 28 Tagen erstreckten. Er hat auch in feuchte Sägespäne ausgesäte Samen luftdicht abgeschlossen verschiedenprocentigen Aetheratmosphären ausgesetzt und dabei bedeutende Schwächung bezw. baldigen Tod der Objecte constatirt.

Ferner findet sich eine Beobachtung über die Unschädlichkeit von Schwefelkohlenstoff für ruhende Samen in einer Arbeit Sandsten's[2]) über den Einfluss von Gasen und Dämpfen auf das Wachsthum der Pflanzen.

Hier ist auch eine von Hicks und Dabney[3]) 1897 erschienene Arbeit zu citiren, die mir nicht zugänglich war.

0,1% Formaldehydlösung liess W. Kinzel[4]) auf trockene Erbsen, Lupinen, Klee, Gerste, Hafer, Weizen und Roggen einwirken. Er fand, dass selbst nach zweistündiger Behandlung die Objecte noch nicht angegriffen waren.

Schliesslich veröffentlichte in letzter Zeit B. Schmid[5]) seine Untersuchungen über die Einwirkung von Chloroformdämpfen auf ruhende Samen. Aus ihnen geht hervor, dass die Dämpfe bei Erbsen und Weizen verhältnissmässig leicht schädlich wirken, während Samen von *Lepidium sativum* kaum angegriffen werden. Wurden die Samen ganz oder theilweise geschält den Dämpfen ausgesetzt, so gingen sie in kürzester Frist zu Grunde.

Kurze Zeit darauf berichtete R. Kolkwitz[6]) gelegentlich seiner Versuche über die Athmung ruhender Samen, dass diese, in zerriebenem Zustande mit absolutem und selbst mit 96% Alkohol mehrtägig behandelt, nach Abdunstenlassen des Alkohols und nachträglichem Befeuchten mit Wasser die Athmung wieder auf-

---

1) H. Coupin, Compt. rend., 1899, T. CXXIX, No. 15, p. 561/2.

2) Emil P. Sandsten, Minnesota Bot. Stud., second ser., 1898, Bd. I, p. 53—68.

3) H. G. Hicks and J. C. Dabney, The vitality of seed treated with carbon bisulphid. U. S. Dep. Agr. Divis. of bot. Circ., 11, 1897.

4) W. Kinzel, Landw. Vers.-Stat. 1897, Bd. 48, p. 461—466.

5) B. Schmid, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1901, Bd. XIX, Heft 2, p. 71—76.

6) R. Kolkwitz, Bericht der Deutsch. botan. Gesellschaft, 1901, Bd. XIX, Heft 4, p. 285.

nehmen, also hierin nicht geschädigt sind. Einige Bemerkungen über die Einwirkung des Alkohols auf das Keimen verschiedener Samen hat erst kürzlich Ludmila Sukatscheff[1]) veröffentlicht.

Trockene Pollen (vorzüglich solche von *Melandrium alb.*) untersuchten P. Rittinghaus[2]) und später auch Strasburger[3]). Während Chloroform- und Schwefelkohlenstoffdämpfe schon nach 15 resp. 25 Minuten tödtlich wirkten, war dies bei Alkoholdämpfen erst nach 60 Minuten der Fall.

Auf den ersten Blick kann man aus diesen hier aufgeführten Thatsachen zunächst entnehmen, wie sehr die Wirkung von dem grösseren oder geringeren Wassergehalte der untersuchten Objecte und der angewandten chemischen Agentien abhängt. Und wie sehr die Giftwirkung erhöht wird, wenn chemische Agentien mit Wasser verdünnt angewandt werden, oder wasserfrei auf noch lebende, also wasserhaltige Bakterien zur Einwirkung gelangen, zeigen die Angaben der nachstehend citirten Autoren[4]) sehr deutlich.

Die Gegenwart von Feuchtigkeit oder flüssigem Wasser kann in dreierlei Weise verderblich wirken:

1. Die Samenschale, Membran resp. Zellhaut wird erweicht und erleichtert durch Quellung dem umgebenden Medium den Zutritt;

2. das angewandte Medium dringt durch Lösung im Wasser leichter ein;

3. der anfangs im Ruhezustand befindliche Keim oder Protoplast wird durch Wasserzutritt zur Lebensthätigkeit angeregt und eilt nun, weniger widerstandsfähig, rasch dem Untergang zu.

In dem jeweiligen Wassergehalte in dieser oder jener Hinsicht ist wohl der wichtigste in Frage kommende Punkt zu erblicken.

Eine zweite sehr wichtige Frage ist die: vermag das umgebende Agens durch die Samenschale, die Sporenmembran resp. Zellhaut

---

1) L. Sukatscheff, Beihefte z. botan. Centralbl., 1902, Bd. XII, Heft 1, p. 137 f.

2) P. Rittinghaus, Inaug.-Diss., Bonn 1887.

3) Strasburger, Biol. Centralbl. 1900, Bd. XX, p. 763 f.

4) Miquel, cit. bei Flügge, Mikroorg. 1896, Bd. I, p. 463. — De la Croix, Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmacol., Bd. XIII, p. 175. — Schill u. Fischer, Mittheil. aus d. Kaiserl. Ges.-Amte, 1882, Bd. II, p. 131. — A. Yersin, Ann. de l'inst. Past., 1888, Bd. II, p. 62. — Sternberg, A mannual of Bakt. 1889, p. 189. — Salkowski, Deutsche med. Wochenschr. 1888, No. 16, und Virchow's Archiv, Bd. CXV, Heft 2. — Hanel, Beitr. z. klin. Chirurgie, Bd. 26, Heft 29. — Salzwedel u. Eisner, Berlin. klin. Wochenschr. 37, No. 23; C. 1900, II. 1160. — M. Barsikow, Pharm. Zeitung 1901, No. 46, p. 49—50.

einzudringen? Bei Gegenwart von Wasser wohl mit der Länge der Zeit stets. Ist aber jede Gegenwart von Wasser ausgeschlossen, so kann der Fall eintreten, dass das betreffende Agens gar nicht zu dem Zellinhalt vordringt, ihn also auch nicht schädigen kann.

Sicher findet dennoch Eindringen statt, wenn das umgebende Medium sich in einem die Membran oder Samenschale imbibirenden Stoffe (wie Oel, Fett) löst [1]). Dies geht auch aus den später zu schildernden Versuchen hervor. Ist das umgebende Medium einmal eingedrungen, so werden auch Stoffe, soweit sie überhaupt in demselben löslich sind, herausgelöst werden und nach längerem oder kürzerem Zeitraume aus dem Samen oder der Sporenzelle ganz verschwunden sein.

Dritte Frage: In wie weit leidet der betreffende Organismus unter der Herauslösung von Fett, Harz, Oel und sonstigen Stoffen?

In dem Maasse, als das Herauslösen erfolgt, tritt auch eine Erschöpfung des betreffenden Objectes ein, die sich jedoch, wie später noch in dieser Arbeit gezeigt wird (und wie auch schon von einigen Autoren [2]) angegeben ist), zunächst nur in einer Verlangsamung des Auskeimungstermines kundgiebt. Direct wird das Object daher, soweit nicht irgend welche Zersetzungen des Protoplasmaleibes eintreten, nicht geschädigt, denn so lange, als es sich in dem Medium trockenstarr befindet, braucht es ja jene Stoffe nicht. Immerhin wird mit dem Herauslösen dem Medium die Bahn in das Innere des Organismus freigelegt. Vielleicht ist das Herauslösen von Reservestoffen an sich nicht höher zu bewerthen, als das theilweise Entfernen von Reservematerial, wie es bei Samen durch Abschneiden des einen oder gar beider Kotyledonen ohne Schädigung der ersten Lebensbethätigung des Embryo ausgeführt werden kann. Denn warum soll ein Embryo, dem doch im Laufe des oft langen Zeitraumes alles Wasser entzogen ist und der, wie bekannt, in diesem Zustande enorm hohe wie niedrige Temperaturgrade bequem verträgt, also gar keine Reactionsfähigkeit aufweist, den Aufenthalt in einem wasserfreien Alkohol oder Aether nicht aushalten können? Man könnte sich vorstellen, dass bei einem z. B. in Aether gelegten Samen der Embryo noch nicht getödtet ist, so lange, als er sich in dem Aether befindet. Dass er aber, diesem entnommen

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 158.
2) A. Yersin, l. c., p. 62. — Ed. Prillieux, l. c., p. 99.

und in günstige Lebensbedingungen versetzt, in Folge zu grosser Erschöpfung abstirbt, sobald er aus dem Latenzstadium erwacht.

Die Frage der Wasserentziehung durch Flüssigkeiten wie Alkohol oder Aether aus noch lebenden Zellen dürfte durch die Plötzlichkeit, mit der sie eventuell eintritt, neben der Giftwirkung des eindringenden Mediums eine Rolle spielen. Die schädliche Wirkung kann aber zum Theil wieder aufgehoben werden, da ja mit eintretendem Wasserverlust der erstarrende Protoplast mehr und mehr geschützt wird gegen das feindliche Medium. Bei lufttrockenen Objecten und bei solchen, die vorher im Exsiccator schon ausgetrocknet wurden, kommt eine derartige Schädigung wohl gar nicht in Betracht.

Denn hier geht ein weiteres Entziehen von Wasser nunmehr sehr langsam vor sich. Im Gegentheil wird dadurch die Widerstandsfähigkeit des Objectes nur noch erhöht.

Flüssigkeiten wie Benzol, Schwefelkohlenstoff und Chloroform, die Wasser gar nicht oder nur wenig lösen, entziehen den betreffenden Objecten auch entsprechend wenig Wasser. Da ihre Löslichkeit in Wasser nicht minder gering ist, so erfolgt auch das Eindringen langsamer als bei Alkohol oder Aether; andererseits bleibt aber auch das Object länger wasserhaltig und ist daher leichter angreifbar.

Man müsste bei diesen Flüssigkeiten eigentlich eine weniger schädliche Wirkung als bei Alkohol und Aether erwarten. Dies trifft auch thatsächlich zu, in gewissen Fällen bei Benzol wenigstens im Vergleich mit Alkohol. Schwefelkohlenstoff jedoch wirkt vor allem bei längerer Dauer des Versuches am ungünstigsten auf die Objecte ein, was wohl einer specifischen Giftwirkung zuzuschreiben ist. Immerhin kann bei Beginn des Versuches der Fall eintreten, dass Schwefelkohlenstoff weniger schädlich einwirkt als der gierig Wasser anziehende absolute Alkohol.

Wie man sieht, können mannigfache Complicationen statthaben bei der Einwirkung genannter Chemikalien, und eine eingetretene Schädigung wird immer durch mehrere Ursachen begründet sein.

Es ist möglich, dass unter Umständen der im vegetativen Zustand befindliche trockenstarre Organismus bei weitem nicht den Widerstand leistet, wie dies ein Samenkorn, eine Pilz- oder Bakterienspore zu thun vermag. Jedoch erweist sich Hefe, mit der eine Anzahl Versuche angestellt wurden, und an der Sporenbildung niemals beobachtet werden konnte, als erstaunlich widerstandsfähig.

Ihre Widerstandskraft reicht in manchen Fällen an die einer Spore hinan, zuweilen übertrifft sie dieselbe sogar.

Ich möchte hierbei auf die bei Hefe beobachteten, von De Bary[1]) beschriebenen, schleimigen Membranaussenschichten aufmerksam machen, welche beim Eintrocknen gewiss eine schwer durchdringbare Hülle abgeben. Möglicherweise verdankt dieser Schichte die Hefezelle theilweise ihre eminente Resistenz.

Es würde dies an die Verhältnisse erinnern, die einige Samen der Cruciferen bieten, deren Epidermiszellen in Wasser mächtig quellen und den Samen mit einer Schleimhülle umgeben. B. Schmid[2]) schreibt diesen quellbaren Schichten, die sich beim Austrocknen dicht zusammenlegen, zum Theil die grosse Widerstandsfähigkeit zu, welche lufttrockene Samen von *Lepidium sativum* Chloroformdämpfen gegenüber aufweisen.

Die eben genannte Arbeit gab auch zu einer besonderen Frage noch Anlass:

B. Schmid hat bei seinen Versuchen mit Dämpfen von Chloroform gearbeitet; er brachte die Samen unter abgeschlossenem Raum in reine Chloroformatmosphäre.

Es kam mir nun darauf an, zu untersuchen, ob ein Unterschied zwischen der Wirkung flüssigen oder dampfförmigen Chloroforms sich herausstelle. Ich wiederholte also die Schmid'schen Versuche und machte gleichzeitig Parallelversuche mit flüssigem Chloroform. Ebenso wurden Aether und auch Schwefelkohlenstoff flüssig und dampfförmig auf ihre Wirkung untersucht.

Es ergab sich nun, dass in der Mehrzahl der Fälle die Medien im Dampfraum schädlicher wirkten als in flüssigem Zustande. Bei einigen Versuchen zeigte sich kein Unterschied, keinesfalls stand das dampfförmig angewandte Medium hinter dem flüssigen in der Wirkung zurück. Natürlich wurden stets gleiche Versuchsanstellungen getroffen.

Dieses Resultat ist gewiss überraschend; man hätte eher das Gegentheil erwarten mögen. Werden doch irgendwelche Stoffe in einer Dampfatmosphäre kaum ausgezogen. Dabei fällt ja die Frage des Auslösens gar nicht so schwer ins Gewicht. Allerdings wurde ölhaltigen Früchten, wie *Helianthus*, die ich in spitzen, auf Flaschen gesteckten Gazedüten in Aether- wie auch Chloroformatmosphäre

1) A. de Bary, Vergl. Morphol. u. Biol. d. Pilze, 1884, p. 10, 11 u. 289.
2) B. Schmidt, l. c., p. 75.

brachte, durch Verdichtung des in dem fetten Oele sich lösenden Dampfes doch eine recht beträchtliche Menge Reservematerial abgezapft.

Bei diesen Versuchen wäre also der Unterschied im Herauslösen ausgeglichen.

Specieller Theil.

Ich gehe nunmehr zu den von mir angestellten Versuchen über. Diese erstreckten sich auf Moospflänzchen, ölhaltige und ölfreie Samen wie Früchte, Pilzsporen, Hefezellen, Spaltpilze und deren Sporen.

Und zwar dienten mir von Moosen:

Ceratodon purpureus, *Bryum caespiticium*, *Barbula muralis*.

Von Samen und Früchten: *Sinapis alba*, *Trifolium incarnatum*, *Trifol. hybridum*, *Ervum lens*, *Helianthus annuus*, *Pisum sativum*, *Lepidium sativ.*, *Triticum sativ.*

Von Pilzsporen: *Aspergillus niger*, *Phycomyces nitens*.

Als Hefe: *Saccharomyces cerevisiae*.

Von vegetativen Spaltpilzen: *Micrococcus prodigiosus*, *Sarcina rosea*.

Von Bakteriensporen: *Bacillus subtilis*.

Die Pilzsporen und *Micrococcus prodigiosus* konnten von vorhandenen Reinkulturen abgeimpft werden. *Sarcina rosea* war von Král-Prag bezogen. Die Hefe wurde isolirt und rein gezüchtet aus Brauereihefe, *Bacillus subtilis* aus Heuinfus.

Die für die Untersuchungen benutzten chemischen Agentien sind: Alkohol, Aether, Benzol, Schwefelkohlenstoff und Chloroform. Also theils wasserlösliche, theils nicht lösliche Substanzen.

Aether, Schwefelkohlenstoff und Chloroform wurden ausser in flüssigem auch in dampfförmigem Zustande angewendet.

Methodisches. — Allgemein.

Bei Versuchen, welche wie die meinigen auf längere und zudem unbestimmte Zeiten sich ausdehnen können und zu vergleichenden Betrachtungen geeignet sein sollen, ist es nothwendig, dass ein für alle Mal gleiches Ausgangsmaterial zur Verfügung steht, dass fernerhin beständig die gleichen Bedingungen in Bezug auf Licht, Temperatur etc. eingehalten werden.

Um in den Fällen, für welche Gegenwart von Wasser thunlichst ausgeschlossen sein sollte, einwandfrei arbeiten zu können, musste ich sicher sein, dass die zur Verwendung gelangenden Chemikalien wasserfrei waren.

Bei Benzol und Schwefelkohlenstoff steht nicht zu befürchten, dass sie mit der Zeit Wasser anziehen. Anders bei Alkohol, Aether und Chloroform. Diese wurden über entsprechend reinem Calciumoxyd aufbewahrt, waren also annähernd trocken, wenn sie in Gebrauch genommen wurden.

Sämmtliche Chemikalien wurden vor Licht- wie Luftzutritt geschützt. Ebenso wurden die Glasstopfenflaschen mit ihren in die jeweilige Flüssigkeit eingelegten Objecten unter luftdicht abschliessende Glasglocken gebracht, die gleichzeitig auch Schälchen mit Calciumchlorid, Aetzkalk oder Calciumhydroxyd bargen. Die so beschickten Glasglocken wurden sodann in einem Schranke bei Zimmertemperatur aufgestellt. Unter gleichen Verhältnissen verwahrte ich die Controllobjecte.

Sollten die Objecte den Dämpfen einer Flüssigkeit ausgesetzt werden, so wurde unter die Glasglocke die eine Hälfte einer grossen Petrischale, gefüllt mit Calciumoxyd und der betreffenden Flüssigkeit, gesetzt. Darüber lagen dann auf einem Gestell die Objecte in Säcken aus starker Gaze. Doch musste bei ölhaltigem Material und bei Sporen etwas anders verfahren werden, wie im specielleren Theile zu ersehen ist.

Als Abschluss für diese Glocken eignete sich vorzüglich wasserfreies Glycerin. Dasselbe mischt sich mit Aether, Schwefelkohlenstoff oder Chloroform nicht oder nur wenig und adhärirt an vorher entfetteten, abgeschliffenen Glasplatten ausgezeichnet. Die Wasser anziehende Eigenschaft des Glycerins bringt allerdings die Gefahr mit sich, dass der Raum innerhalb der Glasglocke mit der Zeit nicht mehr absolut trocken bleibt. Jedoch wird das unter der Glocke zugleich befindliche Calciumoxyd jede Spur von Feuchtigkeit an sich reissen.

Die anfangs zum Abschluss benutzte Fettmischung bewährte sich nicht: sie wurde von den anprallenden Dampftheilchen sehr bald gelöst, daher undicht, und zog sich über Glasplatte und Tisch hin. Hingegen blieben die mit Glycerin abgeschlossenen Räume wochenlang intact, die Flüssigkeiten brauchten seltener ersetzt zu werden, da jetzt nur beim Abheben der Glocke Verlust an Dampf eintrat.

Das Trocknen aller Objecte wurde bei Zimmertemperatur im Exsiccator über Schwefelsäure, Calciumchlorid oder Kaliumhydroxyd ausgeführt. Die Exsiccatoren standen zumeist vor Licht geschützt. Wurden Pilzsporen oder Bakterien getrocknet, so war dies ständig der Fall. War auch von vornherein directes Sonnenlicht stets ausgeschlossen, so hätte auch das zerstreute Tageslicht mit der Länge der Zeit den Bakterien wenigstens Schaden bringen können, so dass sie vielleicht bereits afficirt in die Medien gelangt wären.

Methodisches bei den Versuchen an Moospflanzen und Samen resp. Früchten.

Die Versuchsanstellung bei Moospflanzen und Samen war einfach.

Die Moospflanzen wurden sorglich ausgesucht, von Erde und Sand durch Schwenken in Wasser befreit, mit Fliesspapier abgetupft und sodann, soweit sie nicht getrocknet werden sollten, unmittelbar also in voller Turgescenz in die betreffenden Flüssigkeiten gebracht. Die Glasstopfenflaschen kamen dann sofort unter eine entsprechende Glasglocke.

Die anderen Moose wurden an der Luft trocknen gelassen und am folgenden Tage erst in den Exsiccator gebracht. Nach zwei Wochen zumeist wurden sie, nachdem sich eine Probe des getrockneten Materiales durch Einweichen in Wasser und Plasmolyse mittels 5- bis 10proc. Kaliumnitrates als ungeschädigt und zum weiteren Versuch geeignet zeigte, in die Medien eingelegt. Nach Ablauf der Einwirkungsdauer musste, bevor man die Moose auf Lebensfähigkeit untersuchte, natürlich das anhaftende und eingedrungene chemische Agens aus ihnen entfernt werden. Durch Liegenlassen an freier Luft[1]) (ich liess die Objecte zwei Tage lang trocknen) geschieht dies vollständig.

Beim Uebertragen der trockenen Moose in Wasser braucht nach G. Schröder[2]) besonderes stufenweises Vorgehen nicht eingehalten zu werden. Ich habe daher auch, da sich bei zahlreichen Vorversuchen ein Unterschied nicht geltend machte zwischen directem Uebertragen in Wasser und vorherigem Einbringen in feuchte Kammer, die betreffenden Objecte gleich in Wasser eingeweicht und sodann mit meiner Salpeterlösung auf Plasmolysirbarkeit

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, Th. 1, p. 346.

2) G. Schröder, Unters. aus d. botan. Inst. Tübingen, 1886, Bd. II, p. 47.

untersucht. Diese wurde für das Lebendigsein des Protoplasten als entscheidend angesehen[1]).

Dasselbe Verfahren wurde eingehalten, wenn die Moose den Dämpfen einer Flüssigkeit ausgesetzt waren.

Gleichfalls sehr einfach war die Ausführung der Versuche an Samen und Früchten.

Zunächst wurde als Ausgangspunkt die Keimkraft der Versuchsobjecte procentual festgestellt, mochten sie mit oder ohne Samenschale zur Verwendung kommen. Ferner wurden sie nochmals auf Keimfähigkeit geprüft, bevor sie nach dem Aufenthalt im Exsiccator in die Untersuchungsflüssigkeit eingelegt wurden.

In bei den einzelnen Versuchen verschiedenen Zeitintervallen wurden sodann Proben herausgenommen und zwei Tage lang an der Luft bei Zimmertemperatur liegen gelassen. Sodann wurden sie, nach bestimmter Quellungsdauer in Wasser, zwischen feuchtem Fliesspapier in leicht bedeckter Glasschale bei annähernd optimaler Temperatur zur Keimung gebracht.

Zum Schluss des Versuches wurde von den Controllsamen wiederum die procentuale Keimfähigkeit bestimmt. Hat sich bei ihnen an und für sich schon ein Rückgang im Auskeimen eingestellt, so ist dieser natürlich bei der Beurtheilung für die Schädlichkeit eines der Medien für die Versuchsobjecte in Ansatz zu bringen. Da sich manche der Versuche auf einen Zeitraum von über einem Jahre ausdehnen, muss mit einem natürlichen Rückgang jedenfalls gerechnet werden.

Bei Anwendung von Aether-, Schwefelkohlenstoff- oder Chloroformdämpfen auf nicht ölhaltige Samen und Früchte beobachtete ich die schon angegebenen Regeln. Diese gestalteten sich bei ölhaltigen Objecten jedoch anders, da schon am nächsten Tage der Einwirkung durch die im Oele der Samen sich lösenden und daher ansehnliche Extraction bewirkenden Dämpfe so viel Flüssigkeit condensirt war, dass die Samen richtig darin schwammen, dass also von einem Aufenthalt im Dampfraum nicht mehr die Rede sein konnte. Dies trat, wenn auch minder stark, bei nicht geschälten Samen gleichfalls ein. Die Objecte wurden deshalb in spitz auslaufende Gazedüten gebracht und die Düten auf weithalsige, tarirte Flaschen gesteckt; die sich verdichtenden Dämpfe konnten nun abtropfen, sodass die Samen sich ständig nur im Dampfraum befanden.

---

1) **Pfeffer**, l. c., p. 288.

[illegible]

[illegible] an Pilzen und Bakterien.

[illegible] und umständlicher. [illegible] gegen irgend- [illegible] [illegible] die Organismen geerntet [illegible]

[illegible] Zu [illegible] ge- [illegible] sterilisirtem Brot.

[illegible] in Petrischalen.

[illegible] die jeweilige Kultur auf ihrem Höhe- [illegible] bei den Pilzen nach ca. zehn Tagen [illegible] nach ungefähr fünf bis [illegible] langsamer wachsende *Sarcina rosea* erst [illegible] Die Kulturen von [illegible] zur Erzielung von Sporen [illegible] nicht allzu rege sein konnte, erst im [illegible] oder dritten Woche abgeerntet.

[illegible] nahm ich, um bei der längere Zeit beanspruchen- [illegible] Verunreinigung meiner Kulturen durch Luft zu ver- [illegible] in einem geräumigen Dampfkasten vor, welcher auch [illegible]

ständig benutzt wurde beim Uebertragen der in den Versuchsflüssigkeiten befindlich gewesenen Objecte auf den betreffenden Nährboden.

Das Verfahren ist derart, dass man in diesen Dampfkasten, der eine Art allseitig abgeschlossenes Glashaus vorstellt, die zu benutzenden Geräthe verdeckt hineinsetzt und hierauf einige Zeit lang reichlich Wasserdampf in den Kasten leitet. Der sich condensirende Dampf reisst dann alle Keime und Staubtheilchen mit sich zu Boden nieder. Man kann nun durch zwei, dicht über dem Boden des Kastens angebrachte, verschliessbare Oeffnungen mit den sterilisirten Armen in das Innere des zugfreien, sterilen Raumes gelangen und ganz ruhig seine Handlungen vornehmen. Zudem gestattet die Grösse des Kastens, eine kleine Spirituslampe für das Ausglühen von Platinnadeln und dergleichen zu brennen. Ich habe in dieser Weise an dem nach Pfeffer'schen Angaben gebauten Apparat oft $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunden gearbeitet, ohne dass mir jemals eine Infection vorgekommen wäre.

Mit Ausnahme von *Phycomyces nitens* wurden nun die in den flachen Petrischalen gezogenen Organismen auf 25 mm lange und 5 mm breite, sterilisirte Streifchen von Filtrirpapier aufgeschmiert: mit steriler Pincette wurden die Streifchen leicht über die Kultur hingezogen und in steriler Schale verwahrt. Entweder kamen sie in dieser sogleich in den Exsiccator, oder sie wurden frisch sofort in die mit dem jeweiligen Medium gefüllten, vorher lufttrocken sterilisirten Glasstopfenflaschen eingelegt, die in den schon beschriebenen Glasglocken untergebracht wurden.

Das Abernten der *Phycomyces*-Kulturen war etwas einfacher: Die ca. zehn Centimeter hohen Pilzrasen wurden mit steriler Scheere direct abgeschnitten und, in steriles Fliesspapier eingeschlagen, in die Medien eingelegt. Geschah dies in frischem Zustande, so mussten sie vorher zwischen sterilem Fliesspapier nachhaltig abgetupft werden, da sich an den dicht stehenden Hyphen regelmässig viel Condenswasser bildete, welches die chemischen Agentien doch immerhin wesentlich verändert haben würde.

Der Aufenthalt zum Trocknen im Exsiccator war nicht für alle Organismen von gleicher Dauer. Er erstreckte sich bei den Pilzsporen, Hefe und Heubacillus auf zwei Wochen und mehr. *Micrococcus prod.* und *Sarcina rosea* habe ich nicht länger als acht Tage im Exsiccator lassen können, da ich die Beobachtung machte, dass sie nach zwölftägigem Aufenthalt über Chlorcalcium bereits nicht

mehr recht auskeimen wollten, zum Theil auch schon abgestorben waren.

Die getrockneten Organismen wurden schliesslich nach vorheriger Prüfung auf Keimfähigkeit in die Chemikalien eingelegt.

Sollten deren Dämpfe auf sie einwirken, so wurden sie in sterile, mit Watte verschlossene Kölbchen gebracht, und diese unter die Dampfglocke gesetzt. Ich überzeugte mich, dass Fliegen und die lebenszähen Ameisen, in solcher Weise den Dämpfen ausgesetzt, nach wenigen Minuten verschieden: die Aether-, Schwefelkohlenstoff- oder Chloroformatmosphäre drang also prompt durch den Wattepfropf hindurch.

Die je nach dem betreffenden Versuch in bestimmten Zeitabständen entnommene Probe wurde zwei Tage lang in sterilem, beiderseits mit Watte verschlossenem Glasrohr bei Zimmertemperatur und Lichtabschluss trocknen gelassen, so dass jede Spur anhaftenden Mediums verdunstete. Dieses vorherige Abdunstenlassen war nothwendig. Denn, wie sich durch Parallelversuche herausstellte, genügte die den Blättchen anhängende sehr geringe Menge von Alkohol, Aether, Benzol oder Schwefelkohlenstoff vollkommen, um *Micrococcus prodig.* beim Uebertragen in die Nährlösung in allen Fällen nachträglich abzutödten, respective am Wachsthum zu verhindern. Bei Hefe wirkten nur Benzol und Schwefelkohlenstoff tödtlich, während die Sporen stets unbehelligt auskeimten. Nichtsdestoweniger habe ich bei allen Versuchen das Austrocknen beibehalten.

Unter allen Kautelen wurden schliesslich die Fliesspapierstreifchen im Dampfkasten auf den Nährboden übertragen. Die Kulturen wurden bei optimaler Temperatur aufgestellt und zur Bestimmung des Auskeimungstermines so weit als möglich controllirt.

Der Nährboden war stets von gleicher Zusammensetzung; er bestand bei *Aspergillus* und Hefe in der üblichen, ganz schwach sauren Nährlösung (die für Hefe 7 % Traubenzucker enthielt), bei *Phycomyces nitens* in gleichfalls schwach saurer Peptonfleischextractgelatine, bei *Micrococcus prod.* und *Bacillus subtilis* in schwach alkalischer 1,5 % Peptonfleischextractbouillon, bei *Sarcina rosea* in einem neutralisirten Gemisch aus gleichen Theilen Bouillon und 10 % Heuabkochung.

Versuche an Moosen.

Die Pflänzchen wurden sowohl frisch, in voller Turgescenz, wie auch trockenstarr der Einwirkung der flüssigen respective dampfförmigen Medien ausgesetzt.

Die frischen Moose waren sehr empfindlich: in keinem Falle vermochten sie, sich am Leben zu erhalten. Die nach 24 Stunden entnommenen Exemplare zeigten den Tod schon makroskopisch durch ihr gelblich fahles bis braunes Aussehen an, das nur bei dem Aufenthalt in Aether sich schön grün erhielt. Lediglich *Barbula muralis* blieb im Aussehen in allen Flüssigkeiten und Dämpfen fast unverändert. Unter dem Mikroskop jedoch war leicht zu erkennen, dass alle drei Moosarten in den flüssigen wie dampfförmigen Medien zu Grunde gegangen waren. Das Protoplasma der Zellen war collabirt, durch den jähen Wasserverlust stark zusammengezogen, die Chlorophyllkörper erschienen vielfach geschrumpft.

Die verwendeten Flüssigkeiten waren bis auf den Alkohol farblos geblieben; letzterer erschien durch Chlorophyll grün gefärbt.

Auch die 14 Tage lang im Exsiccator über Chlorcalcium getrockneten Moose werden durch den Aufenthalt in den wasserfreien Medien sehr leicht abgetödtet. Alkohol und Schwefelkohlenstoff wirken am verderblichsten (nach 24stündiger Einwirkung war keines der Moose mehr am Leben); Benzol ist für *Bryum caespiticium* und *Barbula muralis* von derselben schädlichen Wirkung, während es für *Ceratodon* erst nach zwei Tagen tödtlich ist. Chloroform in Dampfform kommt Alkohol und Schwefelkohlenstoff gleich, ist aber als Flüssigkeit *Ceratodon* und *Bryum* nach 24 Stunden noch nicht schädlich. Aether hat sowohl in Dampfform wie auch flüssig die geringste Wirkung ausgeübt: *Bryum* und *Barbula* vertragen ihn 24 Stunden ohne wesentliche Schädigung, *Ceratodon* sogar 48 Stunden. Dieses Moos ist somit das widerstandsfähigste.

Ich lasse der Uebersichtlichkeit halber in einer Tabelle das Resultat meiner Untersuchungen an trockenen Moosen folgen. Zu jedem Versuch wurden 50 Pflänzchen gebraucht, aller 24 Stunden wurden je zehn untersucht. Das Minuszeichen in der Tabelle bedeutet Abtödtung des Mooses, das Pluszeichen Plasmolysirbarkeit; ferner bedeutet Fl, dass das Medium als Flüssigkeit, D, dass es in Dampfform angewandt wurde.

Tabelle I.

Einwirkung der Agentien auf die exsiccatortrockenen Moose.

Name des Mooses	Dauer der Einwirkung in Stunden	Alkohol	Aether		Benzol	CS_2		$CHCl_3$	
		Fl	Fl	D	Fl	Fl	D	Fl	D
Ceratodon purp.	24	—	+	+	+	—	—	+	—
	48	—	+	+	—	—	—	—	—
	72	—	—	—	—	—	—	—	—
Bryum caesp.	24	—	+	+	—	—	—	+	—
	48	—	—	—	—	—	—	—	—
Barbula mural.	24	—	+	+	—	—	—	—	—
	48	—	—	—	—	—	—	—	—

Von einiger Wichtigkeit erscheinen mir folgende Beobachtungen:

Im Gegensatz zu den Versuchen an frischen Moosen blieb der auf getrocknetes Material einwirkende absolute Alkohol, obgleich er innerhalb 24 Stunden in allen Fällen tödtlich war, farblos, und selbst nach zehn Tagen hatte er nicht die geringste grünliche Färbung.

Ein Unterschied stellte sich weiterhin insofern heraus, als die getrockneten Moose in den Flüssigkeiten makroskopisch ihr Aussehen nicht ändern, gleichgültig wie lange sie denselben ausgesetzt sind. Befeuchtet man sie, nach zweitägigem Liegen an der Luft, mit Wasser, so schwellen sie, mögen sie noch lebendig sein oder nicht, binnen kurzem wieder auf, nehmen ihre natürliche Form an und gleichen den frischen unbehandelten Moosen in jeder Weise. (Die gleiche Erscheinung kann man auch an todtem Herbarmaterial beobachten.)

Schwefelkohlenstoff und seine Dämpfe, wie die Medien in Dampfform überhaupt, wirken schon nach 24stündiger Exposition leicht bleichend auf die Objecte.

Auffällig ist, dass flüssiges Chloroform für trockenes *Ceratodon* und *Bryum* nach 24 Stunden nicht schädlich ist, während seine Dämpfe in derselben Frist abtödten. *Barbula* hält weder Flüssigkeit noch Dampf aus. Hingegen ist Aether flüssig wie dampfförmig von gleicher Wirkung auf die getrockneten Moose.

Die geschädigten trockenen Moose bieten nach dem Einweichen in Wasser mikroskopisch durch ihren collabirten Zell-

inhalt im grossen ganzen das gleiche Bild wie die frisch in die Medien eingelegten Objecte.

Waren die Moose lebendig, so trat im Durchschnitt nach ca. 15 Minuten Plasmolyse ein, in sehr vielen Fällen aber früher. Dabei machte ich andauernd die Beobachtung, dass, wenn die Moose stark geschwächt waren, die Zellen des Leitbündels schneller und besser plasmolysirt wurden, als die des Mesophylls, dass diese also früher abstarben als jene. Bei *Barbula* trat dies besonders deutlich auf.

In erster Linie ist diesen Versuchen an Moosen zu entnehmen, dass deren Zellwand leicht und sicher von den Medien passirt wird, dass fernerhin durch vorhergehende Austrocknung im Exsiccator der Protoplast wenigstens gegen Aether einigermassen unempfindlich gemacht ist. Zudem zeigen die Versuche, in wie weit dieses Unempfindlichwerden durch Austrocknen eine specifische Eigenschaft des Protoplasmas sein kann; bei genauer Einhaltung gleicher Bedingungen ist das Protoplasma von *Ceratodon* widerstandsfähiger als das der beiden anderen Moose.

Versuche an Samen und Früchten.

Es seien hier zunächst die Versuche an *Sinapis alba*, *Trifolium incarnatum*, *Trifol. hybridum* und *Ervum lens* beschrieben.

Auch hier interessirte mich in erster Hinsicht die Frage, wie weit Gegenwart von Wasser eine Rolle spielt.

Ich wendete daher

1. in Wasser eingeweichte Samen an, die vor dem Einlegen in die Medien mit Fliesspapier abgetupft worden waren, und
2. im Exsiccator getrocknete Objecte.

Ich liess Alkohol, Aether, Benzol und Schwefelkohlenstoff einwirken, sämmtlich in flüssigem Zustande. Gleichzeitig geben diese Versuchsreihen einen Anhalt zur Beurtheilung der Schädlichkeit der genannten Flüssigkeiten auf Samen.

Der Contrast zwischen eingeweichten und exsiccatortrockenen Samen ist sehr gross, die Widerstandsfähigkeit je nach der Art der Samen verschieden.

Bei den gequollenen Objecten ist die Durchlässigkeit der Samenschale für Wasser natürlich sehr wichtig; einen Maassstab dafür bietet zum Theil das mehr oder minder frühzeitige Absterben der Samen, andererseits die benöthigte Quellungsdauer.

[illegible] zur Quellung [illegible] chemischen Agentien [illegible]

[illegible] weiteren (sowohl für [illegible] bedeutet K die Keim- [illegible] die erfolgte Ab-

[illegible] veröffentlicht, da [illegible] erscheinen würden.

[illegible] weichte Samen.

[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	Benzol	CS_2
[illegible]	—	—	—	[illegible]	—
[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]	K [illegible]
			—	[illegible]	—
		—	—	—	—
[illegible]			—	—	—
			—	—	—
			—	—	—
[illegible]			[illegible]	[illegible]	[illegible]
			[illegible]	[illegible]	[illegible]
			[illegible]	[illegible]	[illegible]
			[illegible]	[illegible]	[illegible]
[illegible]			[illegible]	[illegible]	—
			[illegible]	[illegible]	—
		[illegible]	—	—	—
[illegible]		[illegible]	—	—	—
		[illegible]	—	—	—

[illegible] dass *Sinapis* [illegible] Wasser aufnimmt [illegible] so sehr erweicht [illegible] in kurzer Frist absterben muss [illegible] selbst drei Stunden kaum aus [illegible] vom Wasser ordentlich durchtränkt werden [illegible] darin kund: *Sinapis* hatte in

Wasser um die Hälfte und mehr an Volumen zugenommen, die Samen von *Trifolium hybrid.* waren nach einstündigem Aufenthalt unverändert. Den Grund dafür hat man wohl zu suchen in der Imprägnation der Samenschale mit Stoffen, die das Benetzen durch Wasser verzögern. Etwas widerstandsfähiger als *Sinapis* sind *Ervum* und *Trifol. incarnatum.*

Die Wirkung der Medien auf die Samen wird eine directe gewesen sein; der durch das Wasser aus seiner Starre erwachte Embryo wird von den eindringenden Medien zerstört worden sein. Dass dieselben in die Samen eindrangen, verbürgte nicht allein das veränderte, glasige, wie paraffinirte Aussehen der Objecte, sondern ich vermochte mich davon dadurch in einfacher Weise zu überzeugen, dass ich die Samen nach dem Trocknen an der Luft zerbiss. Mehr oder minder deutlich trat dann der charakteristische Geschmack des betreffenden Mediums auf.

Durch Herauslösen von Stoffen war den Samen nur sehr wenig entzogen worden. Die Flüssigkeiten waren nicht oder nur schwach gelblich gefärbt und hinterliessen beim Eindampfen äusserst wenig hell- bis dunkelgelben, schmierigen Rückstand.

Das Quellungsvermögen war den Samen durchaus nicht benommen: sie quollen, in günstige Bedingungen versetzt, anfangs sämmtlich. Diejenigen Samen, deren Embryo abgetödtet war, wurden jedoch sehr schnell breiig und faulten.

Im Anschluss hieran will ich noch Versuche mit *Lepidium sativum* erwähnen, dessen lufttrockene Samen ich mit 15 %, 30 %, 60 % und 90 % und absolutem Alkohol ansetzte.

Am nächsten Tage schon waren bei den drei ersten Versuchen die Samen im wasserhaltigen Alkohol sehr stark gequollen und keimten nicht mehr aus. Die Samen, die in 90 % Alkohol gelegen hatten, keimten am ersten Tage noch zu 92 %, am dritten zu 50 %, am fünften zu 12 %, und am siebenten Tage waren sie sämmtlich todt. Im absoluten Alkohol bewahrte ich sie 100 Tage auf, ihre Keimfähigkeit war noch nicht unter 90 % gesunken. Die trockenen Samen entzogen also dem Alkohol das Wasser, begannen zu quellen und gingen alsbald durch den nachdringenden Alkohol zu Grunde.

In grellem Gegensatz dazu stehen die mit den im Exsiccator getrockneten Samen angestellten Versuche, deren Resultat die Tabellen III—VI bringen.

Tabelle III.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (28 Tage) Samen von *[illegible] alba.*

K am Beginn [illegible] K am Schlusse des Versuches 85 %.

Dauer der Einwirkg. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 100 %	K 90 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 100 %	K 80 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 90 %	K 80 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 84 %	K 64 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 72 %	K 56 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 68 %	K 56 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 72 %	K 56 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 72 %	K 60 %

Tabelle IV.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (30 Tage) Samen von *[illegible] [illegible]ens.*

K am Beginn [illegible] K am Schlusse des Versuches 98 %.

Dauer der Einwirkg. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 50 %	K 50 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 40 %	K 50 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 40 %	K 48 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 28 %	K 28 %
[illegible]	[illegible]	[illegible]	K 24 %	K 20 %
[illegible]	[illegible]	—	K 24 %	K 12 %
[illegible]	[illegible]	—	K 20 %	—
[illegible]	[illegible]	—	K 8 %	—

Tabelle V.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (28 Tage) Samen von *[illegible] incarnat.*

K am Beginn des Versuches [illegible] K am Schlusse des Versuches 60 %.

Dauer der Einwirkg. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
7	K [illegible]	K [illegible]	K 80 %	K 90 %
42	K [illegible]	K [illegible]	K 80 %	K 70 %
98	K [illegible]	K [illegible]	K 80 %	K 76 %
259	K [illegible]	K [illegible]	K 76 %	K 48 %
446	K [illegible]	K 64 %	K 56 %	K 40 %
536	K 44 %	K 52 %	K 48 %	K 44 %

Tabelle VI.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (28 Tage) Samen von *Trifolium hybridum*.

K zu Beginn des Versuches 100 %. K am Schluss des Versuches 32 %.

Dauer der Einwirkg. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
7	K 100%	K 100%	K 90%	K 100%
35	K 70%	K 90%	K 80%	K 60%
70	K 60%	K 80%	K 60%	K 50%
167	K 60%	K 68%	K 64%	K 40%
251	K 52%	K 60%	K 60%	K 32%
382	K 32%	K 36%	K 40%	K 24%
564	K 24%	K 28%	K 24%	K 24%

Die Widerstandskraft ist durch das Ausschliessen jeglichen Wassergehaltes ausserordentlich gesteigert. Der viele Monate währende Aufenthalt in den Medien hat die Samen in gewissen Fällen so gut wie gar nicht geschädigt, wenn man die Keimkraft der unbehandelten Controllsamen zum Vergleich heranzieht *(Sinapis, Trifol. hybrid., Trifol. incarnat.)*. *Ervum lens* dagegen bietet ein sehr ungünstiges Verhältniss; bei ihm keimen die Controllsamen zu 98 %, während die Keimkraft der in Alkohol aufbewahrten Samen auf 32 % und bei Benzol auf 8 % in derselben Zeit gesunken ist. Bedeutend früher schon erlosch sie völlig bei den mit Aether und Schwefelkohlenstoff behandelten Objecten.

Bei den drei anderen Samen ist der Unterschied in der Wirkung der verschiedenen Medien bei weitem nicht so gross: Alkohol rangirt mit Schwefelkohlenstoff ungefähr auf einer Stufe, Aether mit Benzol.

Während bei Alkohol der Abfall im Auskeimen der Samen ein mehr stetiger ist, findet man bei Schwefelkohlenstoff anfangs ähnliche Verhältnisse, dann aber geht es mit einem Male rasch abwärts.

Die über den Samen stehenden Flüssigkeiten waren farblos oder hellgelb im Aussehen, Aether und Schwefelkohlenstoff zumeist farblos. Beim Eindunsten blieb wenig gelblicher Rückstand fettartiger Natur. In wie weit derselbe lediglich aus der Samenschale oder auch von den Samen selbst stammte, habe ich hier nicht weiter untersucht. Dass jedoch die Flüssigkeiten früher oder später in die Samen vordringen, zeigt nicht nur das oft charakte-

ristische glasige Aussehen derselben an, sondern dies wird auch durch den Umstand bewiesen, dass das Auskeimen der Samen nach und nach verlangsamt, dass also eine Schwächung sich bemerkbar macht.

Die Controllsamen hingegen zeigten in dieser Hinsicht nicht den geringsten Rückgang. Diese Thatsache konnte ich nicht nur bei meinen Versuchen an Samen, sondern auch bei den an Mikroorganismen dauernd beobachten.

Die Schwächung im Auskeimen war besonders auffallend bei *Ervum*, dessen Keimlinge zudem oft sehr schwächlich ausfielen und gewöhnlich schnell in Fäulniss übergingen. Dabei quollen die Kotyledonen mächtig auf, das hervorkommende Würzelchen jedoch war häufig krankhaft lang und dünn, und bevor die Kotyledonen zu irgend welcher Entfaltung gelangen konnten, ging das ganze Pflänzchen ein. Die drei anderen Samenarten zeigten ein derartiges Verhalten bislang noch nicht. Es ist ja aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass es bei gehöriger Verlängerung der Versuche mit der Zeit hier auch eintritt. Vorläufig ist damit nur gesagt, dass die Samenschale der Linsen für die Medien leichter durchlässig ist, und dass ihr Protoplasma andere specifische Eigenschaften besitzt.

Jedenfalls ist die Reactionsfähigkeit des wasserfreien Protoplasmas im Vergleich zu wasserhaltigem äusserst gering; das Herauslösen von Reservematerial aus den Samen geht nur sehr langsam vor sich.

Die später erfolgenden Versuche an Früchten oder Samen von *Helianthus annuus, Pisum sativum, Lepidium sat.* und *Triticum sat.* bestätigen die bereits gemachten Erfahrungen vollkommen. Es handelte sich hierbei jedoch in erster Hinsicht um die Lösung folgender Fragen:

1. Bietet die Frucht- resp. Samenschale einen wesentlichen Schutz gegen die Einflüsse chemischer Agentien.
2. Kommen die durch dieselben herausgelösten Stoffe für die Widerstandsfähigkeit des Samens wesentlich in Betracht.
3. In welcher Weise erfolgt das Herauslösen von Reservestoffen.
4. Besteht ein Unterschied in der Wirkung, wenn die chemischen Agentien in flüssigem oder dampfförmigem Aggregatzustand angewendet werden.
5. Sind exsiccatortrockene Objecte wesentlich widerstandsfähiger als lufttrockene.

Ich stellte demnach zunächst Versuche an mit geschältem und intactem Material. Das Schälen war bei *Helianthus* leicht; *Pisum* und *Triticum* liess ich einige Zeit in Wasser weichen, worauf die Schale leicht abzulösen war. Die Samen wurden nachträglich abgetupft und im Exsiccator über Chlorcalcium schnell getrocknet. Diese Procedur vertrugen sie, wie Controllaussaaten bewiesen, ohne jedwede Schädigung.

Geschälte Samen von *Pisum* und *Triticum* wurden durch flüssiges sowie dampfförmiges Chloroform sehr rasch abgetödtet. Bereits nach 24stündigem Aufenthalt in den Medien trat Keimung nicht mehr ein. Die Samen fingen zwar zu quellen an, wurden aber schnell breiig und faulten. Sie boten dasselbe Bild wie keimungsunfähige Samen von *Ervum lens*. Zu denselben Resultaten ist übrigens schon B. Schmid gelangt.

Wie sich ungeschältes *Pisum* und *Triticum* dem Chloroform gegenüber verhalten, möchte ich erst an späterer Stelle besprechen. Vorläufig sei daher nur gesagt, dass sie weit mehr Widerstand leisten, dass demnach die Frucht- resp. Samenschale einen nachhaltigen Schutz bietet.

Anders gestalteten sich die Verhältnisse bei *Helianthus* in so fern, als hier die geschälten Objecte relativ sehr lange den Aufenthalt in den Medien zu überstehen vermögen.

Tabelle VII.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (40 Tage), ungeschälte Früchte von *Helianth. annuus.*

K zu Beginn des Versuches 96%—100%.
K am Schluss „ „ 96%.

Dauer der Einwirkg. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
7	K 84%	K 96%	K 84%	K 88%
28	K 80%	K 92%	K 76%	K 72%
84	K 76%	K 84%	K 72%	K 72%
140	K 64%	K 76%	K 72%	K 64%
Gewicht der verwendeten Früchte	19,9	20,0	20,6	20,5
Menge des Oelauszuges	0,08 = 0,4 %	0,12 = 0,6 %	0,68 = 3,3 %	0,64 = 3,12 %

[illegible] zum Samen vorgedrungen [illegible] durchsichtig zu [illegible] man die Früchte gegen das

Licht hält, eine beträchtliche Flüssigkeitsmenge zwischen Schale und Samen eingeschaltet.

Fernerhin möchte ich dafür als Beweis anführen, dass Früchte, die, aus dem Medium herausgenommen und getrocknet, völlig geruchlos waren, dennoch den Geruch der jeweiligen Medien aushauchen, wenn man sie vorzeitig in das Keimbett bringt. Wenn ich Früchte aus dem Aether und dergleichen herausnahm und vorsichtig öffnete, so enthielt die herausdringende Flüssigkeit reichlich Oel.

Die Verhältnisse liegen demnach so, dass ein Eindringen der Medien erfolgt, dass jedoch ein weiterer Austausch durch die Schale sehr erschwert ist.

Sehr wenig widerstandsfähig sind Samen, welche geschält und des einen Kotyledo beraubt den Medien ausgesetzt werden. Durch Ausbrechen des Kotyledo wird die Plumula theilweise freigelegt, sie ist dem feindlichen Element schutzlos preisgegeben.

Ich führte den Versuch in folgender Weise aus: geschälten, in Wasser eingeweichten *Helianthus*-Samen wurde der eine Samenlappen sehr vorsichtig ausgebrochen, worauf sie im Exsiccator über Chlorcalcium sechs Tage lang getrocknet wurden. Sie hielten dies gut aus: von einer Probe von 30 Exemplaren keimten sämmtliche. Ich brachte hierauf 200 Stück in wasserfreien Aether und entnahm diesem von Tag zu Tag je 25. Nach eintägiger Behandlung keimten 10 Samen, nach zwei Tagen 6, nach drei Tagen 2, nach vier Tagen keiner mehr. Der Oelauszug betrug rund 1 g (1,025) = 15 % des Samengewichtes (6,8 g).

Es erhellt daraus, dass die Kotyledonen für die Plumula einen wesentlichen Schutz abgeben können.

Wie steht es nun mit Frage 2. Vergleicht man in Tabelle VIII die Keimkraft der Samen mit der Menge des herausgelösten Reservematerials (hier speciell fettes Oel), so wird man gewahr, dass der Rückgang in der Keimfähigkeit der Samen mit dem Oelverlust nicht gleichen Schritt hält. Denn Aether hat ca. 4 g (= 37,4 %) entzogen, und Alkohol noch nicht 0,5 g (= 2,64 %), Benzol etwas über 2,5 g (= 28,45 %), Schwefelkohlenstoff ca. 3,5 g (= 33,94 %).

Gleichwohl ist in den drei ersten Fällen die Schädigung der
efähr dieselbe, im vierten Fall eine unverhältnissmässig

ieht, dass der Oelverlust primär gar nicht so in Frage
nn, sondern dass die specifische Wirkung des jeweiligen

Mediums in erster Linie Ausschlag gebend ist. Secundär erst, beim Auskeimen, wird der Verlust an Reservematerial von dem Keimling empfunden werden.

Das Herauslösen des Oeles (und demzufolge wohl der Reservestoffe im allgemeinen) erfolgt in centripetaler Richtung, beginnt also an der Peripherie und schreitet in der Weise, als das chemische Agens eindringt, nach dem Innern vor. Zum Nachweis benutzte ich vornehmlich eine nach Zimmermann[1]) hergestellte Lösung von Alkannin in verdünntem Alkohol.

Den nach Tabelle VIII behandelten Samen war im Laufe der zwanzig Wochen das Oel noch nicht völlig entzogen. Oft liess es sich durch Druck zwischen zwei Objectträgern einfach aus den Samen noch herauspressen. Bei denen, die in Aether gelegen hatten, war allerdings nur wenig zu finden.

Es erübrigt jetzt noch, über die Versuche Bericht zu erstatten, welche mit flüssigen und dampfförmigen Medien an lufttrockenen wie auch exsiccatortrockenen, geschälten wie ungeschälten Früchten und Samen angestellt worden sind.

Tabelle IX.

Einwirkung flüssigen und dampfförmigen Aethers auf exsiccatortrockene (14 Tage), ungeschälte resp. geschälte Früchte von *Helianthus annuus*.

K zu Beginn des Versuches 93% — 98%,
K am Schluss " " 94% — 95%.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Ungeschälte Früchte		Geschälte Früchte	
	Fl	D	Fl	D
7	K 92%	K 84%	K 56%	K 36%
35	K 92%	K 72%	K 44%	K 16%
77	K 80%	K 52%	K 40%	K 12%
189	K 60%	K 48%	K 32%	K 20%
Gewicht der verwandten Früchte	18,6	—	11,6	11,0
Menge des Oelauszuges	0,55 = 2,9%	—	3,75 = 32,3%	1,07 = 9,7%

1) Zimmermann, Mikrotechnik, 1892, p. 69.

Tabelle X.

Einwirkung flüssigen und dampfförmigen Chloroforms auf exsiccatortrockene (14 Tage), ungeschälte resp. geschälte Früchte von *Helianthus annuus.*

K s. Tab. IX.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Ungeschälte Früchte		Geschälte Früchte	
	Fl	D	Fl	D
7	K 92%	K 80%	K 48%	K 60%
35	K 88%	K 72%	K 48%	K 24%
77	K 76%	K 60%	K 20%	K 12%
119	K 48%	K 36%	K 12%	K 12%
189	K 40%	K 20%	K 12%	K 12%
Gewicht der verwandten Früchte	20,0	—	10,0	10,3
Menge des Oelauszuges	0,74 = 3,7%	—	3,51 = 35,1%	2,58 = 25%

Gleichzeitig werden mit diesen Versuchen nochmals die Fragen 1 und 2 berührt. Die Ergebnisse stehen mit dem schon Gesagten in vollem Einklang.

Während die *Helianthus*-Früchte nur exsiccatortrocken zur Verwendung gelangten, sind *Pisum*, *Lepidium* und *Triticum* zugleich lufttrocken in Parallelversuchen genommen worden.

Das Resultat, das hierbei die geschälten Objecte lieferten, habe ich schon mitgetheilt, es folgen deshalb nur die Beobachtungen an den nicht geschälten. (Tab. XI—XIII s. p. 320 u. 321.)

Alle fünf Tabellen (IX—XIII) lassen mehr oder minder deutlich erkennen, dass sowohl Aether wie Chloroform im dampfförmigen Zustande energischer wirken als im flüssigen. Allerdings ist den geschälten *Helianthus*-Früchten vom Aether- resp. Chloroformdampf Oel entzogen worden, aber doch lange nicht so viel wie durch die Flüssigkeiten, wobei man ferner in Betracht ziehen muss, dass der Oelverlust zunächst nicht in Frage kommt. Und trotzdem wirken die Flüssigkeiten nicht so schädlich wie die Dämpfe.

Die ungeschälten *Helianthus*-Früchte gaben in den Dampfräumen kein Oel ab. Die Schale war getränkt von Oel, liess aber keines hindurchtreten. Beim Aufbrechen verbreiteten die Objecte starken Geruch nach Aether oder Chloroform, noch nach zwei Stunden besassen sie den charakteristischen Geschmack dieser Agentien.

Dieselben sind also auch in diesem Falle eingedrungen, ohne ein Herauslösen von Oel erreicht zu haben.

Es wird hierdurch eine Bestätigung für die Seite 317 ausgesprochene Vermuthung gegeben. Dieselbe wird zudem noch dadurch gestützt, dass der hier sogar 27 Wochen einwirkende flüssige Aether auch dieses Mal kein Oel aus dem Innern des Samens durch die Schale herausgelöst hat. Und das Gleiche ergeben die Versuche mit flüssigem und dampfförmigem Chloroform.

Tabelle XI.

Einwirkung flüssigen und dampfförmigen Chloroforms auf ungeschälte, a) lufttrockene, b) exsiccatortrockene (18 Tage) Samen von *Pisum sativum.*

K zu Beginn des Versuches bei a) wie b) = 100%,
K am Schluss „ „ bei a) = 90%, b) = 88%.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Lufttrockene Samen		Exsiccatortrockene Samen	
	D	Fl	D	Fl
7	K 80%	K 92%	K 76%	K 96%
42	K 68%	K 72%	K 76%	K 80%
92	K 52%	K 56%	K 56%	K 64%
147	K 32%	K 40%	K 48%	K 48%
182	K 20%	K 28%	K 28%	K 36%
217	—	K 16%	K 8%	K 24%
252	—	K 4%	—	K 24%
272	—	K 4%	—	K 24%

Tabelle XII.

Einwirkung flüssigen und dampfförmigen Chloroforms auf ungeschälte, a) lufttrockene, b) exsiccatortrockene (18 Tage) Früchte von *Triticum sativum.*

K zu Beginn des Versuches bei a) = 92%, b) = 100%,
K am Schluss „ „ bei a) = 94%, b) = 92%.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Lufttrockene Früchte		Exsiccatortrockene Früchte	
	D	Fl	D	Fl
7	K 36%	K 48%	K 40%	K 64%
28	K 28%	K 40%	K 32%	K 56%
42	K 12%	K 24%	K 24%	K 56%
68	—	K 16%	K 16%	K 40%
92	—	—	K 8%	K 24%
147	—	—	—	K 8%

Tabelle XIII.

Einwirkung flüssigen und dampfförmigen Chloroforms auf ungeschälte, a) lufttrockene, b) exsiccatortrockene (18 Tage) Samen von *Lepidium sativum*.

K zu Beginn des Versuches bei a) wie b) = 100%,
K am Schluss „ „ „ a) „ b) = 100%.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Lufttrockene Samen		Exsiccatortrockene Samen	
	D	Fl	D	Fl
7	K 88%	K 92%	K 84%	K 100%
42	K 84%	K 92%	K 88%	K 100%
119	K 76%	K 92%	K 84%	K 96%
252	K 80%	K 92%	K 80%	K 92%
320	K 76%	K 92%	K 80%	K 92%

In den Tabellen XI—XIII spielt die Frage des Herauslösens keine besondere Rolle, da die bei diesen verwendeten Objecte wenig oder keine Stoffe enthalten, die in Chloroform sich lösen. In der That sind die Flüssigkeiten mit Ausnahme derer, die über *Pisum* gestanden haben, fast farblos und hinterlassen keinen wesentlichen Rückstand.

Auch bei diesen Versuchen ist die schädlichere Wirkung des Chloroforms als Dampf ganz evident, wenngleich die sehr wenig angreifbaren *Lepidium*-Samen einen nur geringen Unterschied bieten.

Was mir schon bei den ersten Versuchen an Samen aufgefallen war, beobachtete ich auch bei den folgenden, Tab. VII—XIII: Mit der Länge der Einwirkungsdauer der Medien geht die Schnelligkeit im Auskeimen zurück und häuft sich die Zahl der krankhaft austreibenden Samen.

Ich bemerkte hier sogar einen sehr markanten Unterschied in der Wirkung der flüssigen und dampfförmigen Medien, besonders auf *Helianthus*, *Pisum* und *Lepidium*. Die Verlangsamung im Auskeimen tritt bei Anwendung der Medien in Dampfform bedeutend früher ein, als dann, wenn Flüssigkeiten einwirken. Es zeigt sich also auch hierin die giftigere Eigenschaft der Dämpfe.

Ziehen wir schliesslich, soweit angängig, noch in Betracht, inwiefern durch vorheriges Austrocknen im Exsiccator die Objecte geschützt werden.

Die wenigen hierfür angestellten Versuche lassen es nicht zu, ein bindendes Urtheil zu fällen. Immerhin stellt sich bei *Pisum*

und namentlich bei *Triticum* ein merklicher Unterschied zu Gunsten des exsiccatortrockenen Materials heraus. Und dies ist auch zu erwarten. Ist doch bislang zur Genüge dargethan, dass mit zunehmendem Wassergehalt die Resistenz trockenstarrer Organismen zurückgeht.

Versuche an Pilzen und Bakterien.

Von denselben Gesichtspunkten aus, welche für die Arbeiten an Moosen und Samen die Richtschnur bildeten, sind auch die Versuche an Pilzen und Bakterien angestellt worden. Als solche sind vegetative und Dauerformen untersucht.

Es würde ermüdend wirken, wenn ich jede Organismengruppe einzeln für sich besprechen wollte; da vielfach dieselben Versuche wiederkehren, würden ja eben so oft die gleichen Betrachtungen anzuknüpfen sein. Es werden deshalb die Versuche in bestimmter Reihenfolge gebracht, und jeder Ausführung die dazu gehörigen Tabellen beigegeben.

Ganz allgemein sei vorausgeschickt, dass von den untersuchten Objecten die Dauerformen weit widerstandsfähiger sind als die Vegetativzustände. Selbst die exsiccatortrockenen vegetativen Organismen stehen den frischen ungetrockneten Sporen hierin nach. Hefe bildet, wie schon betont wurde, eine Ausnahme. Sie ist oftmals den Sporen an die Seite zu stellen.

Was die Wirkung der chemischen Agentien auf die Mikroorganismen im allgemeinen anbelangt, so sind im grossen ganzen Alkohol und Schwefelkohlenstoff schädlicher als Aether, Benzol und Chloroform. Jedoch ist dies durchaus nicht die Regel. So wirken

sich auf ein bis zwei Male; doch ich sah darauf, dass Sonnabends frische Kulturen thunlichst nicht angesetzt wurden.

Des ferneren ist zur Erläuterung der späteren Tabellen hinzuzufügen, von welcher Bedeutung in der vordersten senkrechten Reihe die Datumangaben sind. Das erste Datum giebt die Entnahme der Objecte aus den Medien an, das zweite den Termin der Uebertragung auf den Nährboden. In der zwischenliegenden Zeit befanden sich die Objecte in sterilen Glasröhren zum Austrocknen.

Als beginnendes Wachsthum (in den Tabellen mit K bezeichnet) nahm ich bei Bakterien- und Hefekulturen die erste makroskopisch bemerkbare Trübung der Flüssigkeit an, bei den Pilzkulturen das erscheinende Mycel. Die charakteristische Farbe des *Micrococcus prodigiosus* wurde in der Bouillonkultur verdeckt; ich impfte ihn deshalb, um sicher zu gehen, immer erst noch auf Agarröhrchen über und wartete da die rothe Farbstoffbildung ab, bevor der Versuch als gültig angesehen wurde.

Ich beginne mit denjenigen Versuchen, bei welchen die Mikroorganismen in frischem Zustande, ohne vorangegangenen Aufenthalt im Exsiccator, in die wasserfreien Medien eingelegt wurden.

Die Resultate der Versuche an Vegetativzuständen kann ich da diese in den Medien sehr rasch absterben, in folgendem kurz zusammenfassen: Nach 24 Stunden zeigte sich *Micrococcus prod.* in allen Medien abgestorben. Desgleichen *Sarcina rosea*, die jedoch Alkohol 24 Stunden zu ertragen vermochte und erst nach 2 Tagen getödtet war. *Saccharomyces cerev.* hielt Alkohol 3 Tage aus, Aether einen Tag, Benzol und Schwefelkohlenstoff tödteten sie nach Verlauf von 24 Stunden.

Um vieles ausdauernder verhielten sich die Pilzsporen. Die auf nächster Seite folgenden Tabellen stellen eine kurze Auswahl der zahlreichen diesbezüglichen Versuche dar.

Während also die vegetativen Formen lediglich dem Alkohol und in einem Falle Aether nur wenige Tage widerstehen, von den übrigen Medien in derselben Frist aber abgetödtet werden, zeigen sich die Sporen gegen sämmtliche Flüssigkeiten bereits in hohem Grade resistent.

Die Membranen der *Sarcina* und des *Micrococcus* sind offenbar schnell durchtränkt, und auch bei Hefe, welche, wie die folgenden Tabellen zeigen werden, in trockenem Zustande ungemein hohe Ausdauer besitzt, ist dies der Fall. Bei den frischen Hefezellen sind eben jene Membranaussenschichten, deren in der Ein-

Tabelle XIV.

Einwirkung der Agentien auf ungetrocknete Sporen von *Aspergillus niger*.

Beginn der Versuche: 3. VIII. 1900.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
10. 8., 11. 8. 10$^{h}_{+}$	7	K 12. 8. 9$^{h}_{+}$	K 12. 8. 9$^{h}_{+}$	K 12. 8. 9$^{h}_{+}$	K 12. 8. 9$^{h}_{+}$
10. 9., 11. 9. 11$^{h}_{+}$	38	K 12. 9. 9$^{h}_{-}$	K 12. 9. 9$^{h}_{+}$	K 12. 9. 9$^{h}_{+}$	K 12. 9. 9$^{h}_{+}$
4. 10., 5. 10. 10$^{h}_{+}$	62	K 6. 10. 10$^{h}_{+}$	K 6. 10. 10$^{h}_{+}$	K 6. 10. 10$^{h}_{+}$	K 7. 10. 11$^{h}_{+}$
18. 10., 19. 10. 9$^{h}_{+}$	76	K 20. 10. 12$^{h}_{-}$	K 20. 10. 9$^{h}_{+}$	K 20. 10. 9$^{h}_{+}$	—
29. 11., 30. 11. 2$^{h}_{-}$	118	—	K 1. 12. 10$^{h}_{+}$	K 1. 12. 10$^{h}_{+}$	—
1901.					
5. 2., 6. 2. 4$^{h}_{-}$	186	—	K 7. 2. 6$^{h}_{-}$	K 8. 2. 9$^{h}_{+}$	—
14. 7., 15. 7. 4$^{h}_{-}$	345	—	K 16. 7. 1$^{h}_{-}$	K 17. 7. 6$^{h}_{-}$	—
18. 8., 19. 8. 1$^{h}_{-}$	380	—	K 20. 8. 1$^{h}_{-}$	—	—
13. 11., 14. 11. 3$^{h}_{-}$	467	—	K 16. 11. 9$^{h}_{+}$	—	—
1902.					
15. 2., 17. 2. 10$^{h}_{+}$	561	—	K 19. 2. 9$^{h}_{+}$	—	—

NB.: $^{h}_{+}$ = vormittags, $^{h}_{-}$ = nachmittags.

Tabelle XV.

Einwirkung der Agentien auf ungetrocknete Sporen von *Phycomyces nitens*.

Beginn der Versuche: 8. XI. 1900.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
15. 11., 17. 11.	7	K 19. 11.	K 19. 11.	K 19. 11.	K 19. 11.
6. 12., 8. 12. 12$^{h}_{+}$	28	K 11. 12. 9$^{h}_{+}$	K 10. 12. 9$^{h}_{+}$	K 10. 12. 9$^{h}_{+}$	K 12. 12. 9$^{h}_{+}$
1901.					
3. 1., 7. 1. 10$^{h}_{+}$	56	K 9. 1. 9$^{h}_{+}$	K 9. 1. 9$^{h}_{+}$	K 9. 1. 4$^{h}_{-}$	K 12. 1. 9$^{h}_{+}$
17. 1., 19. 1. 12$^{h}_{+}$	70	—	K 21. 1. 9$^{h}_{+}$	K 22. 1. 4$^{h}_{-}$	—
28. 2., 4. 3. 3$^{h}_{-}$	112	—	K 6. 3. 9$^{h}_{+}$	K 6. 3. 9$^{h}_{+}$	—
21. 3., 23. 3. 12$^{h}_{+}$	133	—	—	K 26. 3. 9$^{h}_{+}$	—
[illegible] 7. 11$^{h}_{+}$	238	—	—	K 12. 7. 9$^{h}_{+}$	—
[illegible] 9. 9$^{h}_{+}$	294	—	—	—	—

leitung bereits Erwähnung gethan wurde, noch in dem gequollenen, schleimigen Zustande und daher leicht durchdringbar.

Die Flüssigkeiten waren in allen Fällen farblos und hinterliessen einen wägbaren Rückstand nicht. Ebenso wenig war durch das Mikroskop eine Veränderung an den Organismen zu erkennen.

Durch die Sporenmembran dringen die Medien, wie es scheint, langsam ein, entsprechend werden den Sporen die löslichen Stoffe nur ganz allmählich entzogen. In der Hauptsache mögen die geringen Rückstände der eingedunsteten, mit Ausnahme von Alkohol farblosen Flüssigkeiten der Sporenmembran selbst entstammen, welche ja Fette und harzähnliche Stoffe enthält. Dieser Imprägnation verdankt die Spore die schwere Benetzbarkeit mit Wasser. Mit Alkohol extrahirte Sporen benetzen sich in Folge dessen mit Wasser viel leichter.

Alkohol hatte im Laufe der Zeit (namentlich bei den *Aspergillus*-Sporen) eine gelbliche Färbung erhalten; die Sporen zeigten auch daher unter dem Mikroskop ein helleres, ins Graue hinüberspielendes Aussehen im Vergleich zu in normalen Verhältnissen befindlichen Sporen. In Aether bekamen die *Aspergillus*-Sporen schliesslich eine hellröthliche Farbe, ohne ihre Auskeimungsfähigkeit deswegen zu verlieren, und ohne dass Farbstoff in den Aether übergegangen wäre.

Das Aussehen der *Phycomyces*-Sporen hingegen veränderte sich in keinem Falle.

Alkohol wirkt neben Schwefelkohlenstoff am ungünstigsten auf die frischen Sporen ein. Durch seine Eigenschaft, sowohl in Fetten als auch in Wasser löslich zu sein, dringt er leichter vor als Aether oder Benzol und wirkt daher auch früher tödtlich.

Zum Vergleich mit dieser ersten Versuchsreihe habe ich Versuche mit exsiccatortrockenen Organismen angestellt. Auch sie wurden mit wasserfreien Medien behandelt.

Für Tabelle XX muss ich vorher mittheilen, dass von Herrn Dr. P. Meischke bereits Versuche mit getrockneten Sporen von *Phycomyces nitens* zur Verfügung standen. Er liess Alkohol und Benzin auf sie einwirken. Der Beginn seiner Versuche datirt vom 9. XII. 1899, im October 1900 konnte ich sie übernehmen.

Die folgenden Tabellen zeigen deutlich, um wie viel widerstandsfähiger der Protoplast wird, wenn ihm durch vorherige Austrocknung das Wasser bis auf ein Minimum entzogen ist.

Tabelle XVI.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockenen (8 Tage) *Micrococcus prodigiosus*.

Beginn der Versuche: 4. XII. 1900.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
11.12., 12.12.	7	K 14.12.	K 14.12.	K 14.12.	K 14.12.
18.12., 19.12. 8^{h}_{+}	14	K 20.12. 6^{h}_{-}	K 20.12. 11^{h}_{+}	K 20.12. 4^{h}_{-}	K 20.12. 6^{h}_{-}
1901.					
1. 1., 2. 1. 10^{h}_{+}	28	—	—	—	K 3. 1. 12^{h}_{+}
19. 1., 20. 1. 12^{h}_{+}	46	—	—	—	K 21. 1. 9^{h}_{+}
5. 2., 6. 2. 3^{h}_{-}	63	—	—	—	K 7. 2. 6^{h}_{-}
14. 2., 15. 2. 4^{h}_{-}	72	—	—	—	—

Tabelle XVII.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (8 Tage) *Sarcina rosea*.

Beginn der Versuche: 10. VIII. 1901.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. i. Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2	$CHCl_3$
13.8., 15.8. 10^{h}_{+}	3	K 16.8. 9^{h}_{+}	K 16. 8. 9^{h}_{+}	K 17.8. 9^{h}_{+}	K 17.8. 9^{h}_{+}	K 17.8. 9^{h}_{+}
17. 8., 19. 8. 1^{h}_{-}	7	K 21.8. 9^{h}_{+}	K 20.8. 12^{h}_{+}	K 20.8. 9^{h}_{+}	K 22.8. 9^{h}_{+}	—
24. 8., 26. 8. 1^{h}_{-}	14	—	K 28. 8. 9^{h}_{+}	K 27.8.	—	—
31. 8., 3. 9. 9^{h}_{+}	21	—	—	—	—	—

Tabelle XVIII.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockenen (16 Tage) *Saccharomyces cerevis*.

Beginn der Versuche: 18. XII. 1900.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
24. 12., 26. 12. 1^{h}_{-}	6	K 28. 12. 9^{h}_{+}	K 27. 12. 9^{h}_{+}	K 28. 12. 9^{h}_{+}	K 28. 12. 9^{h}_{+}
1901.					
9. 3., 11. 3. 2^{h}_{-}	81	K 13. 3. 9^{h}_{+}	K 12. 3. 6^{h}_{-}	K 13. 3. 9^{h}_{+}	K 13. 3. 12^{h}_{+}
14. 6., 17. 6. 5^{h}_{-}	178	K 20. 6. 9^{h}_{+}	K 19. 6. 9^{h}_{+}	K 20. 6. 9^{h}_{+}	K 20. 6. 9^{h}_{+}

(Fortsetzung von Tabelle XVIII.)

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
15. 7., 17. 7. 5$^{h}_{-}$	209	K 19. 7. 6$^{h}_{-}$	K 19. 7. 6$^{h}_{-}$	K 20. 7. 5$^{h}_{-}$	K 19. 7. 6$^{h}_{-}$
19. 8., 21. 8. 1$^{h}_{-}$	244	K 24. 8. 9$^{h}_{+}$	K 23. 8. 9$^{h}_{+}$	—	K 23. 8. 6$^{h}_{-}$
30. 9., 2. 10. 12$^{h}_{+}$	286	K 5. 10. 9$^{h}_{+}$	K 4. 10. 9$^{h}_{+}$	—	—
16. 12., 18. 12. 2$^{h}_{-}$	363	K 21.12.12$^{h}_{+}$	K 20. 12. 2$^{h}_{-}$	—	—
1902.					
10. 2., 12. 2. 2$^{h}_{-}$	419	—	K 15. 2. 12$^{h}_{+}$	—	—

Tabelle XIX.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (14 Tage) Sporen von *Aspergillus niger*.

Beginn der Versuche: 14. V. 1900.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2
21. 5., 22. 5. 11$^{h}_{+}$	7	K 23. 5. 9$^{h}_{+}$	K 23. 5. 9$^{h}_{+}$	K 23. 5. 9$^{h}_{+}$	K 24. 5. 9$^{h}_{+}$
12. 7., 13. 7. 11$^{h}_{+}$	59	K 15. 7. 9$^{h}_{+}$	K 14. 7. 7$^{h}_{+}$	K 14. 7. 9$^{h}_{+}$	K 15. 7. 9$^{h}_{+}$
16. 8., 17. 8. 11$^{h}_{+}$	94	K 19. 8. 10$^{h}_{+}$	K 18. 8. 6$^{h}_{-}$	K 19. 8. 10$^{h}_{+}$	K 19. 8. 10$^{h}_{+}$
13. 9., 14. 9. 10$^{h}_{+}$	122	K 16. 9. 9$^{h}_{+}$	K 15. 9. 12$^{h}_{+}$	K 16. 9. 9$^{h}_{+}$	—
18.10., 19. 10. 12$^{h}_{+}$	157	K 21.10.10$^{h}_{+}$	K 21.10.10$^{h}_{+}$	K 21. 10. 6$^{h}_{-}$	—
1901.					
5. 2., 6. 2. 4$^{h}_{-}$	267	K 9. 2. 9$^{h}_{+}$	K 8. 2. 9$^{h}_{+}$	K 8. 2. 4$^{h}_{-}$	—
6. 5., 7. 5. 4$^{h}_{-}$	357	—	K 9. 5. 9$^{h}_{+}$	K 8. 5. 6$^{h}_{-}$	—
14. 11., 15. 11. 3$^{h}_{-}$	549	—	K 17. 11. 9$^{h}_{+}$	K 17. 11. 9$^{h}_{+}$	—
1902.					
15. 2., 17. 2. 10$^{h}_{+}$	642	—	K 19. 2. 9$^{h}_{+}$	—	—

Tabelle XX.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (14 Tage) Sporen von *Phycomyces nitens*.

Beginn der Versuche: 9. XII. 1899 resp. 5. XI. 1900.

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einw. in Tagen	Alkohol	Benzin
1900.			
15. 10., 17. 10.	310	K 20. 10.	K 20 .10.
17. 12., 19. 12.	373	K 21. 12. 6$^{h}_{-}$	K 22. 12. 9$^{h}_{+}$

(Fortsetzung von Tabelle XX.)

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einw. in Tagen	Alkohol	Benzin
1901.			
30. 1., 1. 2. 4 $^{h}_{-}$	417	K 4. 2. 11 $^{h}_{+}$	—
13. 6., 15. 6. 12 $^{h}_{+}$	551	K 18. 6. 12 $^{h}_{+}$	—
30. 10., 4. 11. 2 $^{h}_{-}$	690	K 7. 11. 9 $^{h}_{+}$	—
1902.			
27. 2., 1. 3. 10 $^{h}_{+}$	810	K 5. 3. 9 $^{h}_{+}$	—

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einw. in Tagen	Aether	CS_2
12. 11., 14. 11.	7	K 16. 11.	K 17. 11.
1901.			
30. 1., 1. 2. 4 $^{h}_{-}$	86	K 3. 2. 9 $^{h}_{+}$	K 4. 2. 11 $^{h}_{+}$
14. 3., 16. 3. 2 $^{h}_{-}$	129	K 20. 3. 9 $^{h}_{+}$	—
31. 8., 4. 9. 9 $^{h}_{+}$	299	K 6. 9. 9 $^{h}_{+}$	—
30. 10., 4. 11. 2 $^{h}_{-}$	359	K 6. 11. 9 $^{h}_{+}$	—
1902.			
27. 2., 1. 3. 10 $^{h}_{+}$	479	K 4. 3. 9 $^{h}_{+}$	—

Tabelle XXI.

Einwirkung der Agentien auf exsiccatortrockene (25 Tage) Sporen von *Bacillus subtilis*.

Beginn der Versuche: 3. VI. 1901.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. i. Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2	$CHCl_3$
10. 6., 12. 6. 6 $^{h}_{-}$	7	K 14. 6. 9 $^{h}_{+}$	K 13. 6. 4 $^{h}_{-}$	K 13. 6. 4 $^{h}_{-}$	K 14. 6. 4 $^{h}_{-}$	K 13. 6. 2 $^{h}_{-}$
9. 9., 11. 9. 11 $^{h}_{+}$	98	K 12. 9. 9 $^{h}_{+}$	K 12. 9. 9 $^{h}_{+}$	K 12. 9. 9 $^{h}_{+}$	K 13. 9. 12 $^{h}_{+}$	K 12. 9. 9 $^{h}_{+}$
21. 10., 23. 10. 2 $^{h}_{-}$	140	K 25. 10. 8 $^{h}_{+}$	K 25. 10. 8 $^{h}_{+}$	K 25. 10. 8 $^{h}_{+}$	—	K 25. 10. 8 $^{h}_{+}$
1902.						
27. 1., 29. 1. 4 $^{h}_{-}$	238	K 1. 2. 9 $^{h}_{+}$	K 31. 1. 9 $^{h}_{+}$	K 31. 1. 9 $^{h}_{+}$	—	K 31. 1. 9 $^{h}_{+}$
8. 3., 10. 3. 10 $^{h}_{+}$	278	K 11. 3. 7 $^{h}_{-}$	K 11. 3. 7 $^{h}_{-}$	K 11. 3. 7 $^{h}_{-}$	—	K 11. 3. 7 $^{h}_{-}$

Die Flüssigkeiten stehen nach dem Eindringen einem sehr wasserarmen Protoplasten gegenüber, dessen Reactionsfähigkeit bedeutend herabgesetzt ist und in einzelnen Fällen ganz aufgehoben zu sein scheint. Bei der langen Dauer, die manche Versuche bereits aufweisen, kann man wohl mit Sicherheit annehmen, dass die Medien früher oder später schliesslich doch eindringen. Dieses wird auch durch das Herauslösen fettartiger Stoffe bewiesen, vor allem bürgt dafür der Umstand, dass durchweg auch hier mit der Länge der Einwirkungszeit allmählich die behandelten Objecte langsamer auskeimen, als dies Organismen gleichen Alters thun, welche zur Controlle lufttrocken resp. im Exsiccator aufbewahrt wurden.

Auffallend lange halten *Phycomyces*-Sporen den Aufenthalt in absolutem Alkohol aus. Bei der letzten Probeentnahme am 27. II. 1902 hat die Einwirkungsdauer 2 Jahre und 2 Monate betragen; die am 1. III. ausgesäten Sporen waren am 5. III. ausgekeimt. Bedenkt man, dass *Phycomyces*-Sporen für gewöhnlich schon im lufttrockenen Zustande nicht allzu lange keimfähig bleiben, so könnte man in diesem Falle beinahe von einer Conservirung derselben durch absoluten Alkohol sprechen. De Bary[1]) verzeichnet eine Beobachtung, laut welcher lufttrockene *Phycomyces*-Sporen nach zehn Monaten noch keimten, in anderen Untersuchungen betrug nach ihm die Dauer der Keimfähigkeit jedoch nur einen Monat. Van Tieghem und le Monnier[2]) geben für die *Phycomyces*-Sporen durchweg dreimonatliche Lebensdauer an. Und bei Versuchen, die ich mit Sporen verschiedenen Alters anstellte, erhielt ich bei solchen, die vom Februar 1901 stammten (also ca. 15 Monate alt waren), nach zwei Tagen noch Keimung. Sporen aus dem Jahre 1899 keimten in keinem der Versuche mehr aus.

Die conservirende Kraft des absoluten Alkohol für exsiccatortrockene *Phycomyces*-Sporen wird natürlich weniger in diesem selbst beruhen, als vielmehr darin, dass jegliche Feuchtigkeit von den Sporen ferngehalten wird.

Denn dass dieser Umstand von grosser Wichtigkeit für sie ist, zeigt G. Schroeder[3]), dessen Sporenmaterial sich nach dreijährigem Liegen über Calciumchlorid noch als keimfähig erwies. Die Auskeimung erfolgte binnen 36 Stunden; wonach die ca. $2^1/_4$ Jahr in

1) De Bary, Vergl. Morphol. u. Biol. d. Pilze, 1884, p. 369.

2) Van Tieghem et le Monnier, Annal. d. sc. nat. 5. série, XVII, 1873, p. 286 u. 288.

3) G. Schröder, Untersuch. aus dem botan. Inst. Tübingen, 1886, Bd. II, p. [illegible]

absolutem Alkohol befindlich gewesenen Sporen, welche erst nach vier Tagen auskeimten, also doch schon etwas angegriffen wären. Immerhin liegt hier ein bemerkenswerther Fall von Reactionslosigkeit trockenstarren Protoplasmas vor.

Desgleichen verdient die Resistenz der *Aspergillus*-Sporen, wie auch des *Saccharomyces*, gegen Aether hervorgehoben zu werden. Der relativ sehr hohen Unempfindlichkeit des *Micrococcus prodigiosus* gegen Schwefelkohlenstoff hatte ich bereits gedacht.

Die angewendeten Flüssigkeiten waren in allen Fällen farblos geblieben. Nur Alkohol färbte sich mit *Aspergillus*-Sporen schwach gelblich.

Makroskopisch zeigte nach einigen Tagen *Micrococc. prodig.* eine Veränderung: er war durch Aether und Alkohol farblos geworden, ohne deshalb seine Lebensfähigkeit zu verlieren. In den anderen Medien hielt er sich schön rot, auch nachdem er bereits schon lange abgestorben war. Demnach hängt sein Wohlbefinden mit der Gegenwart des rothen Farbstoffes keineswegs zusammen; so tritt er ja auch in Kulturen unter gewissen Bedingungen farblos auf.

Mikroskopisch liess sich bei keinem der Objecte eine Veränderung feststellen.

In den nun folgenden Versuchen habe ich die im trockenen wie auch im frischen Zustande so wenig angreifbaren Sporen vor dem Einlegen in die Medien drei Stunden lang in sterilem reinem Wasser digerirt und erst dann in die Flüssigkeit gebracht.

Die Sporen zeigten sich, wie zu erwarten war, hierdurch schwer geschädigt, wenigstens was *Phycomyces* und *Aspergillus* anbelangt.

Und zwar sind ihnen jetzt Alkohol und Aether schädlicher als Benzol oder Schwefelkohlenstoff. Begründet wird dieses unerwartete



Tabelle XXI hervorgeht, gegen Schwefelkohlenstoff relativ sehr empfindlich, auch Aether greift sie leicht an. Immerhin übertreffen sie auch in diesen Fällen bei weitem die Pilzsporen.

Tabelle XXII.

Einwirkung der Agentien auf 3 Stunden lang in Wasser eingeweichte Sporen von *Bacillus subtilis*.

Beginn der Versuche: 4. VI. 1901.

Entnahme u. Uebertragung	Dauer d. Einw. in Tagen	Alkohol	Aether	Benzol	CS_2	$CHCl_3$
11. 6., 13. 6. 7^{h}_{-}	7	K 14. 6. 9^{h}_{+}	K 14. 6. 9^{h}_{+}	K 14. 6. 9^{h}_{+}	K 16. 6. 9^{h}_{+}	K 14. 6. 9^{h}_{+}
16. 7., 18. 7. 5^{h}_{-}	42	K 19. 7. 12^{h}_{+}	K 19. 7. 6^{h}_{-}	K 19. 7. 10^{h}_{+}	K 21. 7. 9^{h}_{+}	K 19. 7. 12^{h}_{+}
13. 8., 15. 8. 12^{h}_{+}	70	K 16. 8. 9^{h}_{+}	K 16. 8. 9^{h}_{+}	K 16. 8. 9^{h}_{+}	—	K 16. 8. 9^{h}_{+}
10. 9., 12. 9. 12^{h}_{+}	98	K 13. 9. 9^{h}_{+}	K 14. 9. 9^{h}_{+}	K 13. 9. 9^{h}_{+}	—	K 13. 9. 9^{h}_{+}
5. 11., 7. 11. 4^{h}_{-}	154	K 8. 11. 6^{h}_{-}	—	K 8. 11. 6^{h}_{-}	—	K 8. 11. 6^{h}_{-}
1902.						
8. 3., 10. 3. 10^{h}_{+}	277	K 11. 3. 7^{h}_{-}	—	K 11. 7. 7^{h}_{-}	—	K 11. 3. 7^{h}_{-}

Mit dem leichteren Eindringen und Abtödten geht ein schnelleres Entziehen von Farbstoff und Fetten Hand in Hand. Während sich bei den exsiccatortrockenen Objecten von den Flüssigkeiten nur Alkohol leicht gelblich färbte, waren dieses Mal sämmtliche Agentien mehr oder weniger gefärbt. Alkohol namentlich färbte sich rasch. Die mit ihm behandelten Pilzsporen sahen ähnlich denen, die in Aether gelegen hatten, hellröthlich aus. Mikroskopisch war weder an ihnen noch an den Bakterien eine auffallende Veränderung zu beobachten.

In gleicher Weise gehen die Organismen bald zu Grunde, wenn man sie exsiccatortrocken in wasserhaltige Medien bringt. Ich wählte für diese Versuche Alkohol und Aether. Von ersterem wurden sechs Verdünnungen mit Wasser hergestellt, von letzterem zwei. Die Mischungen von Aether und Wasser fertigte ich mir durch Schütteln im Scheidetrichter an. Es wurde mit zeitweiligen Unterbrechungen durch mehrere Stunden lang fortgesetzt. Man hat dann im Scheidetrichter zwei Flüssigkeiten übereinander geschichtet, deren obere nach Kolbe aus Aether mit 2,71 % Wasser, deren untere aus Wasser mit 10 % Aether besteht. Da bei der Flüchtigkeit des Aethers leicht, für diese Versuche jedoch bedeutungslose, Schwan-

kungen im Procentgehalt eintreten, so sind die Flüssigkeiten in den Tabellen mit „Aether ca. 97 %“ und „Aether ca. 10 %“ bezeichnet. Alkohol gelangte 15, 22, 30, 60, 80 und 90 % zur Verwendung.

Die vegetativen Organismen *Micrococc. prodig.* und *Sarcina rosea* sind in sämmtlichen Verdünnungen beider Medien nach 24 Stunden getödtet. Hefe hingegen ist wesentlich resistenter. Sie vermag 15 % Alkohol relativ gut zu vertragen, es ist dies ja auch ungefähr die Grenze, bis zu welcher sie in Gährungsflüssigkeiten existenzfähig bleibt. (Tabellen s. p. 233 u. 34.)

Es ergeben sich aus den Tab. XXIII bis XXV eine Anzahl beachtenswerther Thatsachen.

Prüfen wir den Einfluss, den die verdünnten Medien speciell auf Hefe und *Aspergillus*-Sporen ausüben, und gedenken dabei der äusserst geringen Wirkung wasserfreier Agentien, so gelangen wir zu dem Resultat, dass mit zunehmendem Wassergehalt die tödtliche Wirkung des Alkohol und Aether erhöht wird. Am intensivsten wirkt 30 – 70 % Alkohol; geht die Verdünnung unter 30 %, so schwächt sich der schädigende Einfluss allmählich wieder ab. Immerhin übt ein 15 % Alkohol auf *Aspergillus*-Sporen bei weitem stärkere Wirkung aus als 90 %.

Während absoluter Alkohol aus diesen Sporen nur sehr wenig während langer Frist herauslöst und sich entsprechend gering dabei färbt, entzieht wässeriger Alkohol den Sporen relativ viel. Nach wenigen Tagen färben sich die Flüssigkeiten, mit der Zeit immer dunkler werdend. Am schnellsten trat dies ein beim 60 % Alkohol, nach ihm beim 30 % und 80 %; in demselben Grade wirken die Flüssigkeiten schädlich.

Beim Eindampfen derselben bleibt ein hell- bis dunkelgelber, schmieriger Rückstand, der sich in Wasser fast gänzlich löst. Derselbe entwickelt beim Verbrennen den charakteristischen Karamelgeruch, ein Zeichen, dass den Sporen Kohlehydrate entzogen worden sind.

Die gleichen Erfahrungen mit verdünntem Alkohol haben an Bakterien bereits Epstein[1]) und Minervini[2]) gemacht, welche Alkohol auf seinen desinfektorischen Werth hin prüften. Auch ist hier die p. 296 Anm. 4 citirte Litteratur zu berücksichtigen.

---

1) F. Epstein, Zeitschr. f. Hyg. u. Infect., 1897, Bd. 24, p. 20 f.

2) R. Minervini, Zeitschr. f. Hyg. u. Infect., 1898, Bd. 29, p. 136 ff.

Tabelle XXIII. Einwirkung wässerigen Alkohols und Aethers auf exsiccatortrockenen (21 Tage) *Saccharomyces cerevis.*

Beginn der Versuche: 21. XI. 1901.

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einwirkung in Tagen	Alkohol						Aether	
		15%	22%	30%	60%	80%	90%	ca. 97%	ca. 10%
22. 11. / 23. 11. 6^h –	1	24. 11. K 12^h +	25. 11. K 9^h +	—	—	—	25. 11. K 9^h +	—	24. 11. K 12^h +
23. 11. / 25. 11. 2^h –	2	26. 11. K 2^h –	—	—	—	—	27. 11. K 9^h +	—	—
25. 11. / 26. 11. 3^h –	4	27. 11. K 12^h +	—	—	—	—	28. 11. K 9^h +	—	—
28. 11. / 30. 11. 12^h +	7	2. 12. K 9^h +	—	—	—	—	—	—	—
21. 12. / 23. 12. 11^h +	30	K 26. 12.	—	—	—	—	—	—	—
16. 1. 1902 / 18. 1. 10^h +	56	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle XXIV. Einwirkung wässerigen Alkohols und Aethers auf exsiccatortrockene (21 Tage) Sporen von *Aspergillus nig.*

Beginn der Versuche: 13. II. 1901.

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einwirkung in Tagen	Alkohol						Aether	
		15%	22%	30%	60%	80%	90%	ca. 97%	ca. 10%
20. 2. / 21. 2. 3^h –	7	22.2. K 6^h –	23.2. K 6^h –	—	—	24.2. K 10^h +	24.2. K 10^h +	22.2. K 3^h –	23.2. K 9^h +
27. 2. / 28. 2. 3^h –	14	2. 3. K 9^h +	—	—	—	—	2. 3. K 9^h +	2. 3. K 9^h +	—
6. 3. / 7. 3. 1^h –	21	—	—	—	—	—	9. 3. K 9^h +	10.3. K 9^h +	—
10. 4. / 11. 4. 9^h +	56	—	—	—	—	—	13.4. K 9^h +	13.4. K 7^h –	—
24. 4. / 25. 4. 6^h –	70	—	—	—	—	—	29.4. K 9^h +	28.4. K 9^h +	—
8. 5. / 9. 5. 9^h +	84	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle XXV.

Einwirkung wässerigen Alkohols und Aethers auf exsiccatortrockene (28 Tage) Sporen von *Bacillus subtilis*.

Beginn der Versuche: 5. VI. 1901.

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einwirkung in Tagen	Alkohol						Aether	
		15%	22%	30%	60%	80%	90%	ca. 10%	ca. 97%
12. 6. 14. 6. 9h +	7	15.6. K 9h +	15.6. K 12h +	15.6. K 12h +	15.6. K 12h +	15.6. K 12h +	15.6. K 12h +	16.6. K 9h +	15. 6. K 12h +
17. 7. 19. 7. 9h +	42	20.7. K 9h +	20.7. K 9h +	20.7. K 9h +	20.7. K 9h +	20.7. K 9h +	20.7. K 9h +	20.7. K 4h −	20. 7. K 4h −
14. 8. 16. 8. 11h +	70	17.8. K 9h +	17.8. K 9h +	17.8. K 9h +	17.8. K 9h +	17.8. K 9h +	17.8. K 9h +	—	17. 8. K 9h +
11. 9. 13. 9. 11h +	98	14.9. K 9h +	14.9. K 9h +	14.9. K 9h +	14.9. K 9h +	14.9. K 9h +	14.9. K 9h +	—	15. 9. K 9h +
6. 11. 8. 11. 2h −	154	9.11. K 6h −	9.11. K 6h −	9.11. K 6h −	9.11. K 6h −	9.11. K 6h −	9.11. K 6h −	—	10. 11. K 9h +
8. 1. 1902 10. 1. 10h +	217	11.1. K 5h −	11.1. K 5h −	11.1. K 5h −	11.1. K 5h −	11.1. K 5h −	11.1. K 5h −	—	—
8. 3. 10. 3. 10h +	276	11.3. K 7h −	11.3. K 7h −	11.3. K 7h −	11.3. K 7h −	12.3. K 9h +	11.3. K 7h −	—	—

Eine sehr hohe Widerstandskraft weisen die Sporen von *Bacillus subtilis* auf. Keine der Alkoholverdünnungen hat ihnen im Laufe der 276 tägigen Einwirkung etwas anhaben können. Nicht einmal in der Schnelligkeit des Auskeimens sind sie beeinflusst.

Minervini[1]), der sie acht Tage lang in verschiedenprocentigem Alkohol digerirte, fand sie gleichfalls ungeschädigt. Ueber etwas längere Frist hinaus erstrecken sich seine Versuche an Milzbrandsporen und verschiedenen Alkoholgraden: sie sind in diesen Fällen nach fünfzig Tagen noch nicht todt. R. Koch[2]) hat Milzbrandsporen sogar 110 Tage in verdünnten Alkoholen aufbewahrt und fand dieselben keimfähig.

Ueberraschend ist in Anbetracht der sonstigen grossen Zähigkeit des *Bacillus subtilis* die Thatsache, dass er von verdünntem Aether verhältnissmässig leicht angegriffen wird. Dies ist auch

1) R. Minervini, l. c., p. 127.

2) R. Koch, Mittheil. aus dem Kaiserl. Ges.-Amte, 1881, Bd. I, p. 263.

bereits aus Tabelle XXII ersichtlich. Von den angewandten Agentien dürfte daher, nächst Schwefelkohlenstoff, Aether diesen Sporen am verderblichsten sein.

Fussend auf der aus dem bisherigen sich ergebenden Thatsache, dass durch Austrocknen und Fernhalten jeglicher Feuchtigkeit die Lebensthätigkeit des Zellleibes vermindert wird, und dass derselbe schliesslich in einen Zustand der Reactionslosigkeit gelangt, gebrauchte ich in einigen Versuchen Zusätze von Phenol und Quecksilberchlorid zu wasserfreiem Alkohol, um zu prüfen, wie weit unter solchen Bedingungen die Wirkung dieser Substanzen reicht.

Verwendet wurde Quecksilberchlorid 1 : 1000 und Phenol 3 : 100 in wasserfreiem Alkohol gelöst; Versuchsobjecte waren exsiccatortrockene *Aspergillus*-Sporen.

Das Verfahren war das übliche; neu hinzu kam, dass die behandelten Sporen vor dem Uebertragen in die Nährlösung von anhaftendem Quecksilberchlorid oder Phenol befreit werden mussten. Sie wurden daher von der alkoholischen Lösung aus in sterilisirten absoluten Alkohol eingelegt und hatten nacheinander vier solcher Waschkölbchen innerhalb ungefähr zweier Stunden zu passiren. Nach 2 tägigem Trocknen in sterilem Rohr wurden die Sporen unter allen Vorsichtsmaassregeln ausgesät.

Tabelle XXVI.

Einwirkung von Phenol- resp. Sublimatalkohol auf exsiccatortrockene Sporen (20 Tage) von *Aspergillus nig.*

Beginn der Versuche: 2. XII. 1901. 11^{h}_{+}

Entnahme und Uebertragung	Dauer der Einw. in Tagen	Phenol-Alkohol 3 %	Sublimat-Alkohol 1 ‰
4. 12. 11^{h}_{+}, 6. 12. 11^{h}_{+}	2	K 8. 12. 9^{h}_{+}	K 9. 12. 9^{h}_{+}
9. 12. 11^{h}_{+}, 11. 12. 3^{h}_{-}	7	K 13. 12. 9^{h}_{+}	K 16. 12. 1^{h}_{-}
16. 12. 11^{h}_{+}, 18. 12. 2^{h}_{-}	14	K 21. 12. 9^{h}_{+}	K 23. 12. 11^{h}_{+}
1902.			
6. 1. 11^{h}_{+}, 8. 1. 10^{h}_{+}	35	K 11. 1. 9^{h}_{+}	K 12. 1.
27. 1. 11^{h}_{+}, 29. 1. 11^{h}_{+}	56	K 1. 2. 9^{h}_{+}	K 2. 2. 6^{h}_{-}
17. 2. 11^{h}_{+}, 19. 2. 2^{h}_{-}	77	K 22. 2. 12^{h}_{+}	—
14. 4. 9^{h}_{+}, 18. 4. 9^{h}_{+}	133	K 23. 4. 9^{h}_{+}	—

Obgleich nach ungefähr drei Wochen die Medien durch Sporenauszug sich gelblich färbten, und auch durch das verlangsamte Auskeimen der Sporen angezeigt wurde, dass die Flüssigkeiten in die Objecte eingedrungen waren, so halten sich die Sporen doch auf viele Wochen hinaus lebensfähig. Lediglich die Schnelligkeit des Auskeimens hat nachgelassen und zwar mehr als dies bei Abwesenheit der Gifte der Fall zu sein pflegt. Ob die Sporen schliesslich doch früher zu Grunde gehen werden als sie es im reinen Alkohol thun, ist damit noch nicht erwiesen. Jedenfalls sind die so geschätzten Antiseptica hier vorläufig machtlos; irgend eine Reaction tritt nicht ein, ist zum mindesten sehr erschwert und verlangsamt.

Diese Erscheinung ist übrigens schon lange bekannt. Bereits Giglioli[1]) stellte an *Medicago*-Samen fest, dass sie nach 382 tägigem Liegen in concentrirter Lösung von Quecksilberchlorid in absolutem Alkohol noch zu 55 % keimten, in concentrirtem Phenolalkohol zu 68 %.

Später hat R. Koch[2]) bei seinen Arbeiten über Desinfection bewiesen, dass die antiseptische Kraft der verschiedensten Desinficientien gleich Null ist, wenn diese in Alkohol oder Oel gelöst sind, dass also bei Ausschluss von Wasser ein Abtödten von Keimen nicht statthat. Seither sind eine ganze Reihe diesbezüglicher Beobachtungen[3]) gemacht worden, welche sämmtlich mit denen Koch's in Einklang stehen.

Das Sterilisiren des Alkohol lässt sich in einfacher Weise im Rückflusskühler ausführen. Zur Prüfung der Resistenz der *Aspergillus*-Sporen gegen siedenden Alkohol wählte ich deren an und für sich widerstandfähigste Form: die exsiccatortrockenen. Derartig getrocknetes Material wurde demnach in absolutem Alkohol gekocht, und die stündlich entnommenen Proben nach zweitägigem Trocknen ausgesät. Die Temperatur des siedenden Alkohol lag dicht bei 80°.

Es stellte sich heraus, dass nach dreistündigem Kochen die Sporen abgetödtet waren, während sie, zwei Stunden lang gekocht,

---

1) Italo Giglioli, Gazzetta chimica italiana 1879, Bd. IX, p. 497, 501 f.

2) R. Koch, l. c., p. 250 f.

3) Ceppi, ref. in Baumgarten's Jahresber. 1893, p. 557. — Lenti, Annali dell'Instituto d'igiene sperimentale di Roma, Bd. III, p. 518. — Krönig u. Paul, Zeitschr. f. Hyg. u. Infect., 1897, Bd. XXV, p. 84 u. 91 ff. — Epstein, l. c., p. 21. — Minervini, l. c., p. 186 ff.

nach zwei Tagen auskeimten. Um absolut sicher zu gehen beim Sterilisiren des Alkohol, liess ich ihn vier Stunden lang sieden.

Gelegentlich dieser Sterilisationen stellte ich noch einige andere Versuche über die Einwirkung hoher Temperaturen an, welche ich nicht unerwähnt lassen möchte, da sie die dem ausgetrockneten Protoplasten zukommende, bisweilen unglaublich hohe Widerstandskraft trefflich illustriren.

Und zwar liess ich trockne Hitze in Parallelversuchen zu siedendem Alkohol auf trockne Hefe und *Aspergillus*-Sporen wirken.

Das Verfahren bestand darin, dass die Objecte in sterile, lange Glasröhren eingeschmolzen wurden, die eine ungefähr 3 cm hohe Schichte von Chlorcalcium zur Erhaltung der Trockenheit bargen. Diese zugeschmolzenen Röhren wurden dann im Dampfsterilisator heissen Dämpfen von 100° während bestimmter Zeit ausgesetzt. Alsdann wurden die Röhren vorsichtig erbrochen, und die Objecte in die Nährlösung übertragen.

Aspergillus-Sporen waren in trockener, heisser Luft von 100° schon nach 60 Minuten todt. Diese Empfindlichkeit trockener Pilzsporen gegen hohe Temperatur ist auffällig, wenn man bedenkt, dass eine ganze Anzahl von Samen in trockenem Zustande ein- bis mehrstündiges Erwärmen auf 100—120° ungeschädigt vertragen [1]). Jedoch ergaben Controllversuche mit den Sporen das gleiche Resultat. Sie scheinen thatsächlich relativ empfindlich zu sein, denn siedenden Alkohol halten sie auch nur zwei Stunden lang aus.

Merkwürdig resistent zeigte sich Hefe.

In heisser Luft von 100° war sie erst nach vier Stunden abgestorben, noch weniger vermochte ihr siedender Alkohol etwas anzuhaben. Nach fünfzehn Stunden währendem Kochen keimte die Hefe unbehelligt aus und zwar bereits am zweiten bis dritten Tage.

Die Sporen von *Bacillus subtilis* waren nach fünfzehnstündigem Kochen in Alkohol sogar schon nach einem Tage ausgekeimt.

Wie lange diese Organismen das Kochen in Alkohol weiterhin vertragen, habe ich danach nicht untersucht.

Dass Hefe bereits lufttrockne Temperaturen bis ca. 110° verträgt, ist schon von verschiedener Seite bekannt gegeben [2]). Als Ursache hierfür ist anzusehen, dass mit zunehmendem Austrocknen in der Zelle die Lebensfunction nachlässt, gleichzeitig auch die

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, Th. 1, p. 293.
2) s. Litt. bei Pfeffer, l. c, p. 294.



ca. 40 Stunden zum Auskeimen. Eine derartige Schwächung zeigen Sporen, welche in flüssigem Aether digerirt sind, erst nach ungefähr zwanzig Wochen (siehe Tab. XIX). Allerdings ist bei der Aetherdampfwirkung zu berücksichtigen, dass sie auch nach 27 Wochen an Intensität nur wenig zugenommen hat. Das Resultat hierfür bleibt demnach abzuwarten.

Es wurde mit diesen Versuchen die Arbeit vorläufig abgeschlossen, obgleich eine ganze Reihe der Tabellen noch nicht zu Ende geführt ist, und das Material dafür zur Verfügung steht. Es kann sich aber bei diesen Versuchen schliesslich nur noch darum handeln, zeitliche Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit der Objecte resp. in der Giftigkeit der angewandten chemischen Agentien festzustellen. Für manche Organismen, wie Samen von *Sinapis alba*, *Lepidium sat.*, sodann Sporen von *Aspergillus*, *Phycomyces*, *Bacillus subtilis*, ferner für *Saccharomyces*, kann man mit Sicherheit annehmen, dass noch geraume Zeit verstreichen wird, bis sie zu Grunde gehen, wenn sie unter den gegebenen Aussenbedingungen bleiben. Vielleicht stellt sich dann in Jahr und Tag heraus, dass manche Objecte in den Medien nicht früher absterben, als dies beim Liegen an der Luft unter den atmosphärischen Einflüssen der Fall ist. Als unwahrscheinlich ist der Gedanke durchaus nicht zu verwerfen, liefern doch die *Phycomyces*-Sporen ein Beispiel, nach welchem derartige Erwartungen weit übertroffen werden.

Die in der vorliegenden Arbeit ausgeführten Versuche zeigen zur Genüge, wie sehr der trockenstarre Zellinhalt den Einflüssen wasserfreier chemischer Agentien widersteht. Demzufolge kann man wasserfreien Alkohol, Aether und dergleichen nicht ohne weiteres als steril betrachten und Gegenwart lebensfähiger Keime in ihnen für ausgeschlossen halten.

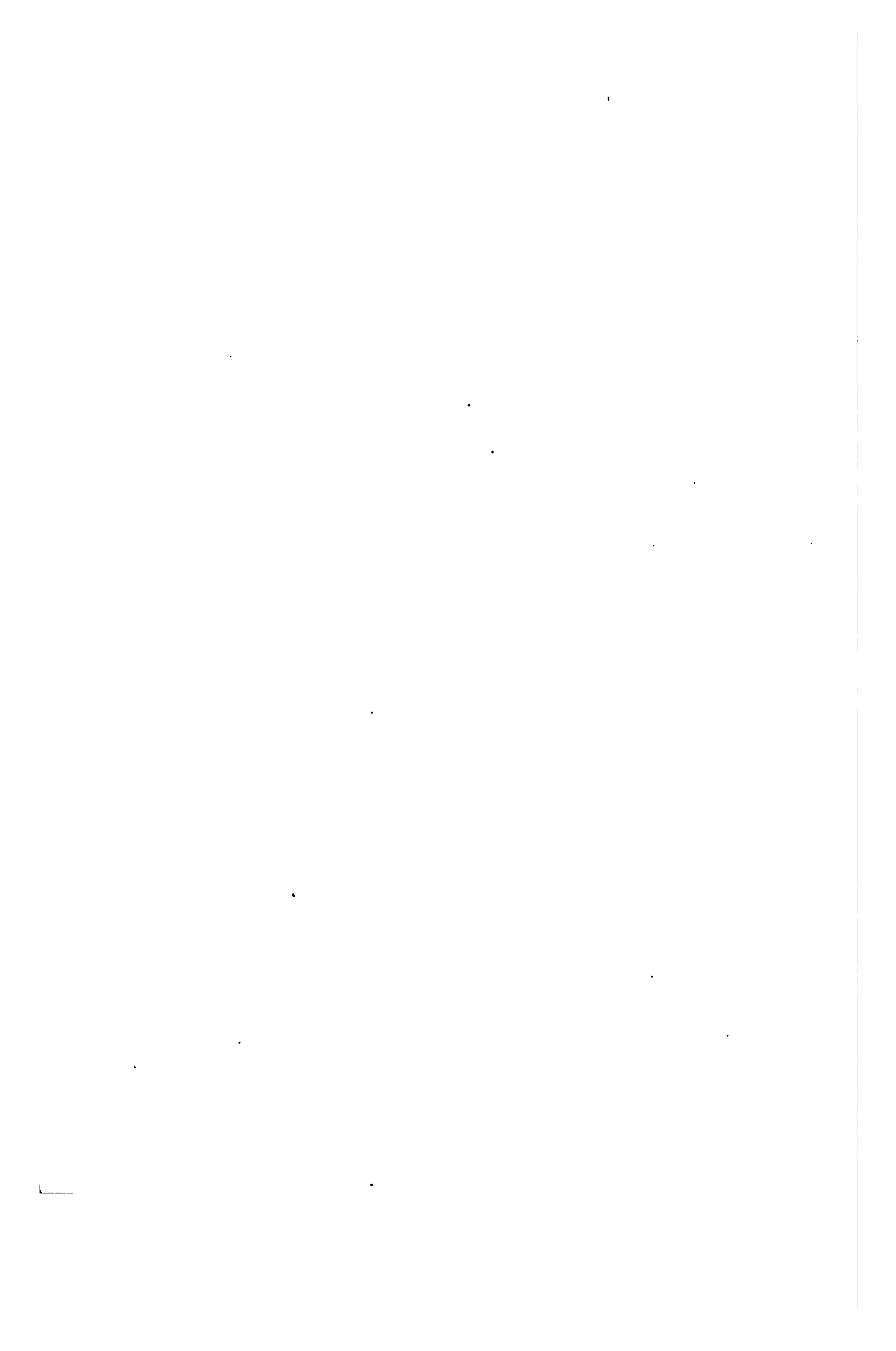
Ich untersuchte daraufhin den Inhalt verschiedener, viel gebrauchter Standgefässe, die in dem Laboratorium auf freiem Regal stehen, indem ich jedem derselben 30 ccm mit steriler Pipette entnahm und die Flüssigkeit in sterile, mit Watte verschlossene Kölbchen füllte. Sodann liess ich in dem Wärmezimmer bei 30° den Inhalt der Kölbchen verdunsten und setzte danach sterile, neutral reagirende Nährlösung zu. Es ergab sich:

1. Aether: keinerlei Wachsthum.
2. Schwefelkohlenstoff: nach 3 Tagen *Mucor*.
3. Benzol: nach 2 Tagen *Penicillium*.
4. Alkohol: nach 2 Tagen *Penicillium*, *Mucor*.



8. Exsiccatortrockene Sporen von *Phycomyces nitens* halten sich in 100% Alkohol besser und länger keimfähig, als wenn sie lufttrocken aufbewahrt werden.
9. Mit Wasser digerirte Sporen gehen in den Medien bedeutend schneller zu Grunde als getrocknete; und zwar um so rascher, je leichter sich die Medien in Wasser lösen.
10. Die angewandten Medien sind wasserfrei weniger schädlich als im mit Wasser verdünnten Zustande.
11. Antiseptica werden in Lösung von absolutem Alkohol in ihrer Wirkung herabgesetzt.
12. Die Medien wirken dampfförmig intensiver als im flüssigen Zustande.
13. Durch Austrocknen wird die Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperatur sehr gesteigert.

Die diesen Ausführungen zu Grunde liegenden Versuche wurden im Mai 1900 begonnen und sind Mai 1902 abgeschlossen worden. Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. Pfeffer möchte ich für die vielfach ertheilten Rathschläge und die wohlwollende Unterstützung meinen ehrerbietigen, aufrichtigen Dank aussprechen.



Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XXXVIII.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Achtunddreissigster Band. Drittes Heft
Mit 4 Tafeln und 4 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1902

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an Professor **Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW 11** Dessauerstrasse 29

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1 u. 2, Band XXXVIII.

Ueber den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen.

Von

Bengt Lidforss.

Mit Tafel IV—VI und 1 Textfigur.

I. Einleitung.

Der Geotropismus der höheren Pflanzen wird bekanntlich in vielen Fällen von äusseren Factoren erheblich beeinflusst. Vor allem das Licht kann, wie zuerst von Stahl[1]) dargelegt wurde, in dieser Beziehung von ausschlaggebender Bedeutung sein, indem z. B. manche unterirdische Rhizome, die bei Lichtabschluss normaler Weise in horizontaler Richtung fortwachsen, bei Beleuchtung positiv geotropisch werden und demgemäss senkrecht oder schief abwärts wachsen. Ebenso constatirte Stahl, dass bei den Seitenwurzeln eine erhebliche Verringerung der Grenzwinkel durch Beleuchtung erzielt wurde. Analoge Beobachtungen sind dann später auch bei oberirdischen Organen gemacht worden, und zwar von Czapek[2]) und Oltmanns[3]), welche gleichzeitig und unabhängig von einander feststellen konnten, dass die horizontal hinkriechenden Stengel von *Lysimachia Nummularia*, die Ausläufer von *Rubus caesius*, *Fragaria* u. s. w. im Lichte diageotropisch sind, bei Lichtentziehung aber negativ geotropisch werden.

Wie das Licht, so übt auch die Wärme einen gewissen Einfluss auf die geotropische Reizstimmung. Schon Sachs[4]) hatte

1) E. Stahl, Ueber den Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. II (1884), p. 383.

2) F. Czapek, Ueber die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotropen Pflankentheile. Sitzungsber. d. Wien. Akad., CIV. Bd., Abth. I, p. 1197.

3) F. Oltmanns, Ueber positiven und negativen Heliotropismus, Flora N. R. 83 (1897), p. 1.

4) J. Sachs, Arb. d. botan. Inst. zu Würzburg, Bd. 1, Heft IV (1874), p. 624.

gelegentlich seiner Wurzelstudien die Beobachtung gemacht, dass „Nebenwurzeln, welche bei einer relativ niedrigen Temperatur unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen sind, durch erhebliche Steigerung der Temperatur dazu veranlasst werden könnten, von Neuem steiler abwärts zu biegen und dann unter kleinerem Grenzwinkel weiter zu wachsen“. Diese Angaben von Sachs sind dann von Stahl[1]) und später auch von Czapek[2]) bestätigt worden. Czapek hebt bei dieser Gelegenheit (1895) ausdrücklich hervor, dass er „an anderen plagiotropen Organen als an den Seitenwurzeln eine Aenderung der geotropischen Reizstimmung mit der Temperatur bisher nicht feststellen konnte“.

Im folgenden werde ich den Nachweis liefern, dass eine derartige durch Temperaturwechsel herbeigeführte Aenderung der geotropischen Reizstimmung bei skandinavischen und norddeutschen Frühjahrspflanzen eine keineswegs seltene Erscheinung ist, indem die Sprosse mancher solcher Pflanzen bei niederer Temperatur diageotropisch, bei höherer Temperatur aber negativ geotropisch sind. Bevor ich zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen und Versuche[3]) übergehe, wird es angemessen sein, eine vor kurzem erschienene Mittheilung Vöchting's[4]) etwas näher zu berücksichtigen.

Schon vor Jahren hat bekanntlich Vöchting[5]) nachgewiesen, dass die Blüthenstiele der *Anemone stellata* durch Temperaturveränderungen innerhalb gewisser Grenzen zu eigenthümlichen Bewegungen veranlasst werden, und zwar so, dass höhere Temperatur die Streckung gekrümmter Stiele und deren Wachsthum in aufrechter Stellung herbeiführt, niedrige Wärmegrade dagegen die Krümmung der geraden Stiele verursachen. In dem oben erwähnten Aufsatze zeigt nun Vöchting, dass derartige Bewegungen auch an vegetativen Sprossen vorkommen: die Laubsprosse gewisser krautiger Gewächse wachsen bei hoher Temperatur aufwärts, bei niedriger in horizontaler Richtung, und sind also in gewissem Sinne,

1) l. c., p. 396.

2) l. c., p. 1252.

3) Eine vorläufige, in schwedischer Sprache abgefasste Mittheilung über die im Jahre 1900 gewonnenen Resultate gab ich im „Botaniska Notiser“ 1901, Heft 1, p. 1. Ref. Botan. Centralbl. Bd. LXXXVIII, p. 169—172.

4) H. Vöchting, Ueber den Einfluss niederer Temperatur auf die Sprossrichtung, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Jahrg. 16 (1898), p. 37.

5) H. Vöchting, Ueber den Einfluss der Wärme auf die Blüthenbewegungen der *Anemone stellata*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXI (1889), p. 285.

je nach der Temperatur, der sie ausgesetzt werden, bald ortho-, bald plagiotrop. Die betreffenden Erscheinungen hat Vöchting bis jetzt nur bei einer Pflanze, *Mimulus Tillingii* Rgl., eingehender studirt; doch vermuthet er, dass die Abwärtskrümmungen, die man beim Uebergang vom Herbst in den Winter an den Sprossen der *Sinapis arvensis*, des *Senecio vulgaris*, der *Euphorbia exigua* u. a. beobachtet, wahrscheinlich durch niedere Temperatur veranlasst werden. Auch darf man, nach Vöchting's Dafürhalten, mit gutem Grunde annehmen, dass das Kriechen mancher Alpenpflanzen theilweise oder gänzlich auf dem Einflusse niedriger Temperatur beruht. Schliesslich rechnet Vöchting, wenn auch mit einigen Bedenken, zu dieser Kategorie auch die Bewegungen, wodurch die Blätter mancher krautiger Pflanzen nach Nächten mit nicht zu starken Frösten sich dem Boden anschmiegen, und deren Zustandekommen von Wille [1]) näher untersucht wurde.

Das jetzt besprochene Verhalten wachsender Pflanzentheile gegen den Einfluss niedriger Temperatur beruht nach Vöchting auf einer besonderen Eigenschaft, für die er, um sie bestimmt von anderen ähnlichen, vor allem dem Thermotropismus zu unterscheiden, die Bezeichnung Psychroklinie vorschlägt.

So interessant und zutreffend die jetzt referirten Angaben Vöchting's auch sind, so gestatten sie doch kein Urtheil über die physiologische Natur der psychroklinischen Bewegungen, vor allem lassen sie es unentschieden, ob und in welchem Grade der Geotropismus an diesen Bewegungen mit betheiligt ist. In der That hat es sich durch die von mir angestellten Klinostatenversuche herausgestellt, dass die psychroklinischen Bewegungen der Stengel und der Blüthenstiele physiologisch ungleichwerthig sind, und dass demgemäss die Bezeichnung Psychroklinie wohl als biologische Sammelrubrik, schwerlich aber als physiologischer Terminus verwendet werden kann.

Nach diesen orientirenden Bemerkungen sollen nun meine eigenen, in den Frühjahren 1900, 1901 und 1902 gemachten Befunde referirt werden.

---

1) N. Wille, Om de mekaniske Aarsager till at visse Plantes Bladstilke krumme sig ved Temperaturer, der naerme sig Fryspunktet. Öfvers. af Kongl. Vetenskapsak. Förhandl. 1884, 2, 72.

II. Specielle Beobachtungen.

Holosteum umbellatum.

Diese niedliche Pflanze, die auf sandigen Aeckern, Hügeln u. dergl. in Deutschland und Südschweden ziemlich verbreitet ist, gehört wie die einjährigen *Cerastium*-Arten zu den Ascherson'schen *plantae annuae hiemantes*, d. h. einjährigen Pflanzen, die im Herbst keimen und, nachdem sie als mehr oder weniger entwickelte Keimpflanzen überwintert haben, im nächsten Frühling aufblühen und absterben. *Holosteum* keimt schon Ende September; die Keimlinge sind sehr klein, wachsen aber oft so dicht zusammen, dass sie einen sanft grünschimmernden Ueberzug auf dem Sande bilden. Bald nach der Keimung bricht aus der Achsel des einen Keimblattes ein Seitenzweig hervor, der schnell heranwächst, so dass die ursprüngliche Hauptachse zur Seite gedrängt wird, und eine falsche Dichotomie zu Stande kommt. Jeder dieser zwei Aeste erzeugt dann in der Achsel eines der ersten Laubblätter einen neuen Zweig, der seinerseits die Hauptachse seitlich verdrängt. Dieser Vorgang kann mehrmals wiederholt werden, und in dieser Weise entsteht ein rosettenförmiges Gebilde, das aus 4 oder mehreren, fast gleich grossen Zweigen mit kurzen Internodien und 2—4 Blattpaaren besteht. In diesem Zustande überwintert die Pflanze. Sobald mildere Witterung eintritt, unter Umständen schon im Februar oder März, fangen die im Herbst gebildeten Sprosse an zu wachsen, die vorher kurzen Internodien strecken sich, und nachdem der Stengel eine Länge von einigen Centimetern erreicht hat, kommen die Blüthen zum Vorschein, die in einer einfachen „Trugdolde“ angeordnet sind.

Wenn man eine *Holosteum*-Lokalität im März oder April durchmustert, so findet man in der Regel, dass sämmtliche *Holosteum*-Stengel horizontal wachsen und sich dem Boden dicht anschmiegen

Selbstverständlich kann man auf Grund dieser Beobachtungen nicht den Schluss ziehen, dass wir es hier mit psychroklinischen Bewegungen zu thun haben. Es wäre ja sehr gut möglich, dass es sich hier um einen Fall temporärer Anisotropie[1]) handelte, dass also die *Holosteum*-Stengel zuerst diageotropisch wären und dann mit zunehmendem Alter negativ geotropische Eigenschaften annähmen. Es wäre ja dies nur ein Gegenstück zu dem Verhalten der Schösslinge mancher Brombeerarten (*R. villicaulis* Koehl., *R. Radula* Whe. u. s. w.), deren zuerst negativer Geotropismus nach einiger Zeit in Diageotropismus verwandelt wird.

Bevor wir auf diese Fragen eingehen, wird es gut sein, die Ursachen der horizontalen Wachsthumsrichtung festzustellen. Schon durch Beobachtungen im Freien kann man in diesem Punkte gewisse Aufschlüsse erhalten. Wenn nämlich unsere Pflanze an mehr oder weniger steilen Abhängen wächst, was im Freien gar nicht selten vorkommt, so findet man immer, dass die Stengel sich keineswegs dem abschüssigen Boden anschmiegen, sondern völlig horizontal in die Luft hinausragen, vorausgesetzt natürlich, dass sich die Pflanzen sonst im horizontalen Wachsthumsstadium befinden. Diese Thatsache macht es sehr unwahrscheinlich, dass die Ursache der horizontalen Zuwachsrichtung in einem durch den Unterschied von Luft und Boden ausgelösten Thermotropismus zu suchen sei, wie es Warming[2]) bezüglich der Spalierform der subglacialen Pflanzen vermuthet. Ebenso geht aus der erwähnten Beobachtung hervor, dass die Feuchtigkeit der Unterlage keinen maassgebenden Einfluss auf die Zuwachsrichtung der *Holosteum*-Stengel ausübt.

Aus demselben Grunde kann von einem Transversalphototropismus nicht die Rede sein, da sich die Stengel in diesem Falle ähnlich wie der *Marchantia*-Thallus der abschüssigen Unterlage hätten anschmiegen müssen. Im Gegentheil lässt sich im Freien durch einseitige Beleuchtung leicht zeigen, dass die horizontalen *Holosteum*-Stengel schwach, aber deutlich positiv phototropisch sind. Damit erledigt sich auch die Annahme, der niedrige Wuchs des *Holosteum* könne durch ein Zusammenwirken von negativem Phototropismus und negativem Geotropismus hervorgerufen sein, wie ihrer

1) Die Bezeichnungen temporäre, dynamische, organische Anisotropie gebrauche ich hier in dem Sinne, der von Czapek diesen Terminis beigelegt worden ist (Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 292—296).

2) Warming, Plantesamfund, p. 16.

Zeit Frank[1]) und de Vries[2]) für *Polygonum aviculare* und ähnliche Fälle annahmen.

Wenn man die Lage einer *Holosteum*-Pflanze in der Weise verändert, dass die Stengel senkrecht abwärts resp. senkrecht aufwärts gerichtet werden, so findet man regelmässig, dass diese nach zwei oder drei Tagen die Horizontallage wieder eingenommen haben, vorausgesetzt, dass das Experiment im Freien bei niedriger Temperatur angestellt wurde. Dass die Rückkehr in die Horizontallage nicht schneller von Statten geht, beruht offenbar darauf, dass das Wachsthum bei der niedrigen Temperatur (+ 3° — + 5° C) verhältnissmässig langsam verläuft. Allmählich wird aber die Horizontalstellung immer eingenommen, und zwar völlig unabhängig von der Beschaffenheit der Unterlage.

Aus den jetzt referirten Befunden geht unzweifelhaft hervor, dass die horizontale Zuwachsrichtung der *Holosteum*-Stengel jedenfalls in erster Linie durch Geotropismus bedingt wird. Gleichwie bei den Stengeln der *Lysimachia Nummularia*, den Ausläufern von *Rubus caesius*, *Fragaria vesca* u. a. handelt es sich auch hier um einen Fall von Diageotropismus.

Mit den kriechenden Ausläufern der soeben erwähnten Pflanzen zeigen die horizontalen *Holosteum*-Stengel auch insofern eine auffällige Uebereinstimmung, als ihre geotropische Reizstimmung durch Lichtwechsel stark beeinflusst wird. Wenn man die dem Boden angedrückten Stengel verdunkelt, z. B. durch Ueberstülpen eines Blumentopfes, dessen unteres Loch durch einen Kork verstopft worden, so findet man regelmässig, dass die Stengel sich nach 2—3 Tagen erhoben haben, so dass wenigstens die oberen drei Viertel des Stengels eine genau senkrechte Lage einnehmen[3]). Wird der Topf weggenommen, so senken sich die Stengel wieder, bis sie die Horizontallage erreicht haben. Bei niedriger Temperatur sind also die *Holosteum*-Stengel ganz wie die *Rubus*-Ausläufer u. s. w. im Lichte diageotropisch, im Dunkeln aber negativ geotropisch.

---

1) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen (Leipzig 1870), p. 18—20.

2) De Vries, Arbeit. des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. 1, Heft 2 (1872), p. 234.

3) Diese Versuche wurden an solchen Stellen ausgeführt, wo die Töpfe nur früh morgens vom directen Sonnenlichte getroffen wurden, und also eine durch Strahlung herbeigeführte Erwärmung der Töpfe ausgeschlossen war.

Worauf beruht aber die Veränderung der Zuwachsrichtung, wodurch die anfangs kriechenden *Holosteum*-Stengel im Freien bei vollem Tageslichte schliesslich aufrecht werden?

Es wäre ja, wie schon hervorgehoben, sehr wohl denkbar, dass es sich hier um eine mit dem Alter eintretende Veränderung der geotropischen Reizstimmung handelte, und in der That scheint auch eine derartige temporäre Anisotropie einen gewissen, aber immerhin sehr geringen Antheil an dem Zustandekommen der fraglichen Erscheinung zu haben. Andererseits sind ja die ökologischen Factoren, besonders was die Wärmezufuhr betrifft, ganz andere Mitte und Ende Mai wie im März und April, und es liegt deshalb die Vermuthung nahe, dass die im Mai stattfindende Temperaturerhöhung die wesentliche Ursache des veränderten Wuchses der *Holosteum*-Stengel darstellt.

Dies ist in der That auch der Fall. Wenn man junge, dem Boden angedrückte *Holosteum*-Pflanzen einer Temperatur von 20 30° C aussetzt, so findet man meistens schon nach 1½ bis 2 Stunden, dass sich das oberste Internodium vertikal nach oben gekrümmt hat. Diese Krümmung schreitet dann abwärts gegen die unteren Internodien vor, so dass nach 24 Stunden der ganze Stengel die Vertikalstellung einnimmt. Die Aufwärtskrümmung erfolgt in ihrem ganzen Verlaufe nach dem normalen geotropischen Krümmungsschema, wie es zuerst von Sachs ausführlich dargestellt worden; arbeitet man bei Temperaturen von + 30—33° C, so kommen fast immer Ueberkrümmungen zustande.

Die jetzt geschilderte Aufwärtskrümmung erfolgt immer, wenn ein im Freien horizontal wachsender *Holosteum*-Stengel höherer Temperatur ausgesetzt wird. Die Krümmung geschieht mit derselben Präcision und verläuft gleich schnell, ob nun die Pflanze sich im Dunkeln oder im Lichte befindet. Ebenso wenig übt die Luftfeuchtigkeit irgend welchen merkbaren Einfluss auf die Krümmungsbewegung, denn Individuen, die sich in sehr feuchter Luft befanden, reagirten ganz in derselben Weise wie Individuen in trockener Atmosphäre; auch Pflanzen, die in Wasser von + 20° C völlig untergetaucht waren, reagirten ebenso rasch und energisch wie Exemplare unter normalen Verhältnissen.

Wenn nun eine solche Kultur, deren Stengel in Folge einer Temperatursteigerung die Vertikalstellung eingenommen haben, wieder ins Freie bei einer Temperatur von + 2 — + 5° C versetzt wird, so findet man, dass die Stengel nach einiger Zeit in die

horizontale Lage zurückgekehrt sind. Diese Lageveränderung geschieht nicht so rasch wie der bei Temperatursteigerung stattfindende Uebergang von der Horizontal- zur Vertikallage, was offenbar darauf beruht, dass das Wachsthum bei der niedrigen Temperatur relativ langsam verläuft. In der Regel haben doch die meisten Stengel nach 3—4 Tagen die horizontale Lage eingenommen, nur das oberste Internodium zeigt einige Millimeter unterhalb der Dolde eine leichte Aufwärtskrümmung. Die Krümmungsbewegung, wodurch die Horizontallage erreicht wird, findet — wenigstens bei jüngeren Individuen — hauptsächlich in den untersten Internodien statt, so dass der Stengel etwa wie ein Uhrzeiger einen Winkel von 90° beschreibt.

Wenn man eine *Holosteum*-Kultur abwechselnd höherer und niederer Temperatur aussetzt, so kann man, so lange die Stengel noch wachsthumsfähig sind, nach Belieben Horizontal- und Vertikalstellung hervorrufen. Wenn nun auch aus diesen Befunden unzweideutig hervorgeht, dass die jetzt geschilderten Krümmungsbewegungen durch Temperaturveränderungen hervorgerufen werden, so wissen wir doch noch nichts über die Weise, in welcher die Temperaturänderung die fraglichen Bewegungen auslöst. Es bleibt zu untersuchen, ob die Temperatursteigerung direct eine Wachsthumsbeschleunigung der Unterseite des Stengels hervorruft, oder ob die geotropischen Eigenschaften des betreffenden Pflanzentheiles durch den Temperaturwechsel verändert werden.

Selbstverständlich konnte diese Frage nur mit Hilfe des Klinostaten entschieden werden. Für diesen Zweck benutzte ich Kulturen, welche in Töpfen bei niedriger Temperatur im Freien gezogen waren. Der Topf mit den kriechenden *Holosteum*-Pflänzchen wurde auf dem Klinostaten befestigt, wobei die Klinostatenaxe und die Längsaxe des Topfes horizontal gerichtet wurden. Die *Holosteum*-Stengel standen also rechtwinklig zur Klinostatenaxe und rotirten in einer vertikalen Ebene; die Rotationsgeschwindigkeit von einer Tour betrug etwa 30 Minuten. Die Temperatur schwankte in den verschiedenen Versuchen zwischen + 20 — + 30° C, und der Klinostat war so aufgestellt, dass phototropische Krümmungen eliminirt waren[1]). In den auf diese Weise angeordneten Versuchen trat niemals eine Krümmung der *Holosteum*-Stengel ein; dieselben

1) Um bei constanter Temperatur experimentiren zu können, wurde der Klinostat mit den Versuchspflanzen in einen für Lichtkulturen construirten Roux'schen Thermostaten placirt.

wuchsen, offenbar in Folge ihres Orthoautotropismus, immer geradeaus in der ursprünglichen Wachsthumsrichtung, nachdem zuerst die Aufwärtskrümmung des obersten Internodiums sich ausgeglichen hatte. In Kulturen, die auf diese Weise ein paar Tage rotirt hatten, hatten öfters die Stengel ihre Länge auf das Doppelte oder Dreifache vermehrt, allein von Krümmungen war nie etwas zu sehen. Wenn dagegen der Topf vom Klinostaten abgenommen und in der normalen Lage bei + 20 — + 30° C aufgestellt wurde, so traten in kurzer Zeit energische Aufwärtskrümmungen ein.

Aus diesen Versuchen erhellt, dass die bei höherer Temperatur stattfindende Aufwärtskrümmung der *Holosteum*-Stengel eine rein geotropische ist. Offenbar handelt es sich hier um eine durch Temperatursteigerung herbeigeführte Aenderung der geotropischen Reizstimmung, mit anderen Worten: die *Holosteum*-Stengel sind bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer negativ geotropisch. Wir haben also in *Holosteum umbellatum* das Beispiel einer Pflanze, deren Diageotropismus sowohl durch Lichtentziehung als durch Temperatursteigerung in negativen Geotropismus umgewandelt werden kann.

Wenn wir aber jetzt den umgekehrten Versuch machen, wenn wir also eine *Holosteum*-Kultur, deren Stengel bei höherer Temperatur die Vertikalstellung eingenommen haben, auf dem Klinostaten bei niedriger Temperatur rotiren lassen, so erhalten wir ein ganz unerwartetes Resultat. Es zeigt sich dann, dass die *Holosteum*-Stengel allmählich Bewegungen ausführen, die schliesslich zu einer Lage führen, welche der Horizontalstellung völlig entspricht. Dieser Versuch wurde sowohl mit jungen wie mit älteren Pflanzen öfter ausgeführt und ergab nach 3—5 Tagen immer das nämliche Resultat. Während also die horizontal gewachsenen Stengel durch die Rotation daran verhindert werden, die der höheren Temperatur entsprechende Stellung einzunehmen, gilt dies keineswegs von den vertikal aufgerichteten Stengeln, wenn sie auf dem Klinostaten niedriger Temperatur ausgesetzt werden.

Welcher Art sind nun die Bewegungen, die schliesslich die bei niedriger Temperatur rotirenden aufrechten Stengel in die Horizontallage zurückführen? Bekanntlich ist von Noll[1]) mit besonderem Nachdruck die Ansicht geltend gemacht worden, dass geotropische Krümmungen auch auf dem Klinostaten stattfinden

1) Noll, Heterogene Induction (Leipzig 1892), p. 12.

können, falls nämlich die geotropische Reizbarkeit oder doch die derselben folgenden Reaction auf einer Organseite grösser ist als auf der anderen. Gegen diese Auffassung sind indessen schwerwiegende Bedenken erhoben worden, insbesondere von Czapek[1]), welcher die Ansicht vertritt, dass „der Fall eines auf verschiedenen Flanken verschiedengradig geotropisch sensiblen Organes eben nicht realisirbar ist, weil die Gravitation allenthalben angreift, und das Organ immer als ein Ganzes empfindet und reagirt."

Ich habe bei dieser Gelegenheit keine Veranlassung, auf die theoretische Seite dieser Streitfrage einzugehen, will aber sofort bemerken, dass meine an *Holosteum* und anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen sich am besten mit der Czapek'schen Auffassungsweise vertragen. Durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch lässt sich nämlich leicht zeigen, dass die betreffenden Stengel bei niedriger Temperatur ausgeprägt epinastisch sind. Dreht man nämlich einen *Holosteum*-Stengel um 90°, so dass die früher seitlichen Flanken nach oben und unten stehen, und wird das Organ in dieser Lage fixirt, so erhält man bei niedriger Temperatur immer eine deutliche Krümmung zur Seite, wobei die Oberseite zur convexen wird.

Durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch lässt sich auch feststellen, dass diese Epinastie von der Temperatur durchaus abhängig ist. Bei höherer Temperatur schwindet sie völlig, bei Graden dicht oberhalb des Nullpunktes nimmt sie aber derartig an Stärke zu, dass die Stengel meistens unter die Horizontale herabgedrückt werden[2]), und sich beim Flankenstellungsversuche sehr scharfe seitliche Krümmungen ergeben. Sehr starke seitliche Krümmungen erhält man auch, wenn man solche Pflanzen, deren Stengel bei höherer Temperatur Vertikalsstellung eingenommen haben, bei niedriger Temperatur horizontal legt, dann aber natürlich nur an solchen Zweigen, deren ursprünglich seitliche Flanken nach oben und unten stehen.

Es kann demgemäss keinem Zweifel unterliegen, dass die am Klinostaten stattfindenden Krümmungsbewegungen wirklich epinastische sind, was übrigens, wie wir im Folgenden sehen werden, in den Versuchen mit *Lamium purpureum* überaus evident zu

1) Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen, p. 270.

2) Inwiefern der Geotropismus an dieser Wachsthumsrichtung betheiligt ist, soll später erörtert werden.

Tage tritt. Im Freien wirken also bei niedriger Temperatur Epinastie und Diageotropismus zusammen, um die Pflanze in die horizontale Lage zu bringen und zu fixiren.

Diese Epinastie bewirkt auch, dass vertikal gestellte *Holosteum*-Stengel bei niedriger Temperatur immer durch ein verstärktes Längenwachsthum ihrer natürlichen Oberseite in die Horizontallage zurückkehren. Dies geschieht ebenso prompt bei vertikal abwärts gerichteter wie bei senkrecht aufrechter Lage. Experimentirt man mit *Holosteum*-Kulturen, die in ganz kleinen Töpfen gezogen wurden, so dass die horizontalen Stengel über den Rand des Topfes hinausragen, und fixirt man nun mittels eines Statives den Topf horizontal, so dass einige Stengel vertikal aufwärts, andere vertikal abwärts gerichtet werden, so findet man, dass auch letztere sich nach hinten krümmen und unter dem unteren Rand des horizontal fixirten Topfes hervorwachsen. Auf diese Weise wird die frühere natürliche Unterseite zur Oberseite und die Stengel gelangen ausserdem in eine, was die Beleuchtungsverhältnisse betrifft, ziemlich ungünstige Lage. Sie wachsen aber jetzt, offenbar durch den Diageotropismus geleitet, in dieser Richtung horizontal weiter. Die physiologische Dorsiventralität scheint also hier ziemlich leicht umkehrbar zu sein.

In anatomischer Hinsicht sind die *Holosteum*-Zweige völlig radiär gebaut, abgesehen davon, dass bei den kriechenden Stengeln die Oberseite, offenbar in Folge der stärkeren Lichtwirkung, einen grösseren Gehalt an Anthocyan zeigt als die Unterseite. Bemerkenswerth ist aber die geringe Ausbildung von verholzten Elementen. In den jüngeren, aber doch blüthentragenden Stengeln finden sich ausser den schwach verholzten Gefässen gar keine verholzten Elemente; in den älteren noch kriechenden Stengeln kommt allmählich ein einschichtiger, schwach ausgebildeter Sclerenchymring zur Ausbildung. Diese Eigenthümlichkeit, die bei anderen hierhergehörigen Pflanzen noch prägnanter auftritt, steht offenbar in Zusammenhang mit der aussergewöhnlich langen Dauer des Streckungstadiums. Auch nachdem der Stengel beträchtliche Dimensionen — 6 bis 12 cm — erreicht, bleibt er noch in seiner ganzen Länge krümmungsfähig; als z. B. die in der Fig IV, Taf. IV abgebildete Kultur, deren Stengel eine Länge von 13 cm erreicht hatten, einer Temperatur von + 3 — 6° C ausgesetzt wurde, kehrten sämmtliche Stengel nach einigen Tagen wieder in die Horizontallage zurück. — Schliesslich verlieren die Internodien die Krümmungsfähigkeit, diese bleibt

dann aber noch eine Weile in den Nodis erhalten, sodass *Holosteum* zu dieser Zeit sich wie eine Gelenkpflanze verhält.

Wenn es nun feststeht, dass die *Holosteum*-Stengel bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer negativ geotropisch sind, so kann man die Frage aufwerfen, bei welcher Temperatur die betreffende Aenderung der geotropischen Reizstimmung eintritt.

Die Beantwortung dieser Frage stösst indessen auf erhebliche technische Schwierigkeiten, da es sehr schwer ist, so niedrige Temperaturgrade, wie hier erforderlich sind, constant zu halten, falls die Lichtintensität und der Feuchtigkeitsgehalt der Luft mit den im Freien obwaltenden Verhältnissen übereinstimmen sollen. Ausserdem gilt wahrscheinlich auch für *Holosteum* dasselbe, was Vöchting in Bezug auf *Mimulus Tillingii* gefunden hat, dass nämlich die Temperatur, bei welcher die eine Bewegungsrichtung in die andere überschlägt, keine constante Grösse ist, sondern von der jeweiligen Reizstimmung abhängt. Denn Vöchting fand, dass *Mimulus*-Sprosse, die im hochtemperirten Warmhause aufrechte Theile gebildet hatten, sich abwärts krümmten, als sie in ein Kalthaus gestellt wurden, dessen Temperatur nicht unter + 8 — 10°C sank, während dagegen im Freien gehaltene Sprosse bei dieser Temperatur noch keine Krümmung erfahren, falls sie schon aufrechte Stellung angenommen haben.

Was nun *Holosteum* betrifft, so geht aus meinen Erfahrungen hervor, dass die Temperatur, bei welcher der negative Geotropismus einsetzt, eine ziemlich niedrige ist. Im Allgemeinen hat es sich gezeigt, dass, falls die höchste Tagestemperatur im Schatten + 6° C nicht übersteigt, die Stengel völlig horizontal bleiben. Schwankt aber die Temperatur zwischen + 6° C und + 12° C, so tritt bald völlige Vertikalsstellung ein. Indessen findet man oft, dass im Freien gehaltene Pflanzen die Horizontalstellung beibehalten, obgleich die Tagestemperatur während mehrerer Stunden + 10° C übersteigt. Das Verweilen in der Horizontalstellung findet unter solchen Umständen nur dann statt, wenn die Temperatur in der Nacht sich dem Nullpunkt nähert oder sogar diesen übersteigt. Es werden dann die Pflanzen in der Nacht soweit abgekühlt, dass die am Tage durch die Wärmesteigerung eventuell inducirte Umstimmung der geotropischen Eigenschaften sich nicht eher geltend machen kann, als bis die Temperatur wieder zu sinken anfängt und demzufolge Diageotropismus wieder inducirt wird.

Verschiedene Umstände sprechen indessen dafür, dass der Uebergang vom Diageotropismus zum negativen nicht mit einem Schlage geschieht, sondern ganz allmählich, so dass horizontal wachsende *Holosteum*-Stengel innerhalb gewisser Grenzen auf jede Temperatursteigerung mit einem gewissen Ausschlage über die Horizontale antworten. Hierfür spricht u. a. folgende Beobachtung. Am 10. Mai 1900 wurde eine Cultur mit aufrechten Stengeln aus dem Gewächshause ins Freie versetzt; die Temperatur sank während dieser Zeit in der Nacht unter + 5° C, erreichte aber am Tage die Höhe von 12° C. Die bis jetzt aufrechten Stengel machten nun Abwärtskrümmungen, erreichten aber nicht die Horizontallage, sondern blieben in einem Winkel von 35—45° über der Horizontalen stehen. Die *Holosteum*-Pflanzen, welche sich während der ganzen Zeit im Freien befunden hatten, begannen zu gleicher Zeit ihre Stengel zu erheben, erreichten aber nicht die Vertikallage, sondern blieben gleichfalls in einem Winkel von 35—45° über der Horizontalen stehen. In dieser Lage verharrten beiderlei Gruppen von Pflanzen während mehrerer Tage, worauf sie allmählich im gleichen Schritt die Vertikalsstellung annahmen. Diese Beobachtung, die ich auch in den Jahren 1901 und 1902 gemacht habe, macht es sehr wahrscheinlich, dass innerhalb gewisser Grenzen jedem Temperaturgrade ein bestimmter Neigungswinkel des *Holosteum*-Stengels zur Horizontalen entspricht.

Für diese Auffassung sprechen auch andere im Freien gemachte Beobachtungen. Der Uebergang aus der Horizontallage in die Vertikalstellung geschieht im Freien selten mit einem Schlage, sondern erfolgt meistens in der Weise, dass die Stengel sich anfangs eine kleinere Strecke, etwa 15—20° über den Boden erheben, in welcher Stellung sie Tage, ja sogar Wochen verbleiben können, falls die Temperatur während dieser Zeit keine nennenswerthe Steigerung erfährt. In dieser Weise wird allmählich und unter Oscillationen aufwärts und abwärts der ganze Quadrant von der Horizontalen zur Vertikalen durchlaufen. Meistens wird die Horizontalstellung erst dann erreicht, wenn sich die Früchte schon theilweise geöffnet haben.

In Bezug auf *Lysimachia Nummularia*, deren geotropische Reizstimmung durch Beleuchtungswechsel geändert wird, ist Oltmanns[1]) zu dem Resultate gelangt, dass „jeder Lichtintensität eine

1) l. c., p. 26.

bestimmte Lage des Sprosses entspricht". Wärme und Licht wirken also in dieser Hinsicht bei *Holosteum* und *Lysimachia* völlig analog. Oltmanns hat aber auch die schon von Frank und Vöchting gemachte Angabe bestätigen können, dass nämlich intensiv beleuchtete *Lysimachia*-Sprosse oft über die Horizontallage hinausgehen und sich mehr oder weniger stark abwärts krümmen. Aehnliches kann man bei niedriger Temperatur auch bei den *Holosteum*-Stengeln beobachten: so habe ich wiederholt gesehen, wie sich die *Holosteum*-Stengel schräg abwärts krümmten, als nach milderem Wetter die Temperatur $\pm 0 - + 2^{0}$ C. herunterging. Während aber die Abwärtskrümmung bei *Lysimachia* eine rein geotropische ist — die Sprosse dieser Pflanze sind, wie Czapek angegeben[1]) und ich bestätigen kann, im Sommer keineswegs epinastisch — so ist bei *Holosteum* wahrscheinlich die Epinastie an der Abwärtskrümmung betheiligt. Durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch lässt sich nämlich leicht zeigen, dass die Epinastie bei jenen niedrigen Temperaturen sehr stark ausgeprägt ist. Ob aber unter solchen Verhältnissen die geotropische Reizstimmung auch eine entsprechende Veränderung erleidet, oder ob in Folge der niedrigen Temperatur der Geotropismus überhaupt abgeschwächt wird, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

Es wurde schon im Vorigen darauf hingewiesen, das bei *Holosteum* sich auch eine temporäre Anisotropie geltend macht. Diese äussert sich darin, dass Individuen, die sich am Ende ihres Lebenscyklus befinden, die Vertikalsstellung schon bei einer Temperatur annehmen, wo weniger entwickelte Pflanzen sich nur ein kleines Stück über die Horizontale erheben. Dies lässt sich oft im Freien beobachten. An sehr trockenen, sandigen Orten, wo nur geringe Nährstoffmengen vorhanden sind, erwachsen meistens nur kleine Zwergpflänzchen, welche ihre Entwicklung relativ rasch durchmachen; solche Zwergpflänzchen stehen oft ganz aufrecht zur selben Zeit, wo die üppiger gedeihenden Individuen noch fast horizontal wachsen. Bei trockenem Wetter kann man deshalb durch künstliche Bewässerung die *Holosteum*-Pflanzen noch eine Zeit lang in der Horizontallage festhalten, wobei die durch die Verdunstung des Wassers entstehende Temperaturerniedrigung vielleicht auch eine gewisse Rolle spielt.

---

1) Richtungsursachen plagiotroper Organe, p. 1235.

Für *Mimulus Tillingii* hat Vöchting den Nachweis geliefert, dass die Bildung der aufrechten Sprosse und damit der sexuellen Thätigkeit an die Wirkung einer bestimmten Lichtintensität gebunden ist; wird diese nicht erreicht, so erzeugt die Pflanze unter übrigens günstigen Bedingungen nur kriechende Triebe, an denen niemals Blüthen entstehen. Auf Grund dieses Befundes hält Vöchting es für sehr wahrscheinlich, dass die Pflanze nur ein rein vegetatives Leben führen würde, wenn man sie dauernd einer Temperatur aussetzte, bei welcher die Sprosse horizontal wachsen. Diese Annahme Vöchting's scheint für *Mimulus Tillingii* durchaus berechtigt zu sein. *Holosteum umbellatum* verhält sich aber in dieser Beziehung ganz anders, denn hier bringen die kriechenden Zweige auch bei sehr niedriger Temperatur Blüthen hervor, und es unterliegt gar keinem Zweifel, dass man *Holosteum* relativ leicht zwingen könnte, seinen ganzen Lebenslauf als kriechende, plagiotrope Pflanze durchzumachen. Uebrigens habe ich sowohl im Jahre 1900 wie 1902 im Freien Pflanzen gesehen, die noch in der Horizontallage verharrten, obwohl mehrere Früchte sich geöffnet hatten.

Mit *Holosteum umbellatum* stimmen unter den *Alsinaceen* mehrere einjährige *Cerastium*-Arten überein, wie z. B. *C. semidecandrum*, *C. pumilum*, *C. glutinosum*.

Lamium purpureum. L.

Diese Pflanze kann auch mit einem gewissen Rechte zu Ascherson's *plantae annuae hiemantes* gerechnet werden, da eine Menge, anscheinend sogar die meisten Samen schon im Herbst keimen. Im Vorfrühling findet man dann alle Uebergänge von ganz jungen, soeben aufgegangenen Keimpflanzen bis zu fast blühreifen Individuen, die schon im Herbst 10—20 cm lange Zweige getrieben haben (Fig. 1, Taf. V).

Was den vegetativen Aufbau betrifft, so stimmt *Lamium purpureum* insofern mit *Holosteum* überein, als die Verzweigung hauptsächlich in die Keimblattregion verlegt ist. Aus den Achseln der Keimblätter treten bald nach der Keimung zwei Seitenachsen hervor, welche bald dieselbe Mächtigkeit wie die Hauptachse erreichen, in den untersten Blattachseln eines jeden dieser drei Achsen werden wiederum neue Seitenachsen gebildet, die ihrerseits schnell

heranwachsen u. s. w., so dass schliesslich vom untersten Theile der Pflanze eine grosse Menge Sprosse von fast derselben Mächtigkeit ausstrahlen.

Untersucht man *Lamium purpureum* im Freien, bevor noch milde Witterung eingetreten ist, so findet man, dass sämmtliche Sprosse dem Boden angedrückt liegen, und zwar oft so stark, dass man fast den Eindruck bekommt, sie wären von einer fremden Kraft heruntergepresst worden. Nur der oberste, blüthentragende Theil der Sprosse zeigt, besonders bei etwas milderem Wetter, eine Aufwärtskrümmung (Fig. 1, Taf. VI). Sämmtliche Blätter liegen sonst dem Boden flach angedrückt, wobei die Blattstiele deutliche Torsionen zeigen. In letzterer Hinsicht verhält sich *Lamium* also etwas anders als *Holosteum*, dessen decussirte, sitzende Blätter keine Beziehung zum Lichteinfall, resp. zur Lothlinie zeigen, so lange die Stengel horizontal wachsen.

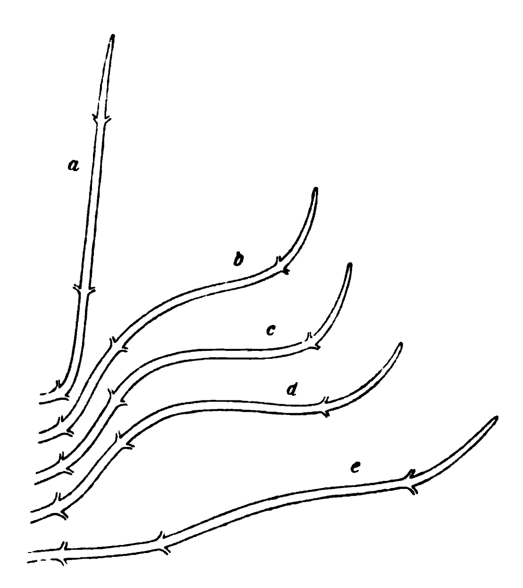
Im Freien trifft man öfters schon Ende März Individuen mit 15—20 kräftigen, blüthentragenden Sprossen, die von einem gemeinsamen Centrum radial ausstrahlen. Wird nun ein solches Exemplar in ein warmes Zimmer gebracht, so gewahrt man dieselbe Erscheinung, die unter analogen Verhältnissen bei *Holosteum* eintritt: am Scheitel jedes Sprosses entsteht eine Aufwärtskrümmung, die nach unten fortschreitet, so dass die Sprosse bei günstiger Temperatur (+ 25 — 30° C) schon nach 36 Stunden die Vertikalsstellung eingenommen haben, während zu gleicher Zeit die Blätter durch entsprechende Bewegungen ihrer Stiele die Horizontallage behaupten.

Wenn man horizontal wachsende *Lamium*-Pflanzen am Klinostaten bei höherer Temperatur rotiren lässt, so erfolgt gar keine der Aufwärtskrümmung entsprechende Bewegung; die Sprosse wachsen vielmehr auf Grund ihres Autoorthotropismus gerade aus; falls am oberen Theile der Sprosse eine geotropische Aufwärtskrümmung schon vorhanden war, so wird diese auf dem Klinostaten rasch ausgeglichen.

Werden Pflanzen mit vertikal gerichteten Sprossen niedriger Temperatur ausgesetzt, so kehren die Sprosse wieder in die Horizontallage zurück. Die Rückhehr in die Horizontalstellung geschieht aber bei *Lamium* nicht ganz in derselben Weise wie bei *Holosteum*, wo sich die Krümmung fast ausschliesslich in den untersten Internodien abspielt. Auch bei *Lamium* setzt an der Sprossbasis eine Abwärtskrümmung ein, gleichzeitig entsteht aber auch in der

Mitte des Sprosses eine Krümmung, welche die obere Hälfte des Sprosses, mit Ausnahme des blüthentragenden Gipfels in die Horizontallage bringt. Diese Krümmung schreitet dann abwärts, während der Gipfel noch eine Zeit lang in der Vertikalsstellung verharrt; es gelangt auf diese Weise allmählich der ganze Spross in die Horizontallage, während die Blüthenstandachse schliesslich einen Neigungswinkel von etwa 45° zur Horizontalen zeigt.

Die beistehende, nach der Natur entworfene Zeichnung mag das Gesagte illustriren. In der ersten Woche des Mai 1900 herrschte in Lund schönes, warmes Wetter; während dieser Zeit erhoben sich fast alle im botanischen Garten wachsenden *Lamium*-Pflanzen, so dass die Sprosse am 8. Mai eine fast vertikale Lage einnahmen. In der Nacht zwischen dem 8. und 9. Mai entstand ein starker, östlicher Sturm, und tags darauf, am 9. Mai, sank die Temperatur, so dass sie zur Mittagszeit (im Schatten) nicht + 7° C. überstieg und abends um 8 Uhr auf + 4° C. herunterging. Am 10. Mai 7 Uhr morgens zeigte das Thermometer nur + 2° C. und auch am nächsten Tage blieb die Temperatur sehr niedrig. Aus der Figur ersieht man den Verlauf der Krümmung, wie sie sich in der Zeit vom 9. zum 11. Mai abspielte. Fig. II, Taf. VI zeigt eine analoge Krümmung, die nach einem 4stündigen Aufenthalt im Freien eingetreten ist. Schon aus dem Verlauf der Krümmung ist ja ohne Weiteres ersichtlich, dass es sich hier wirklich um eine Reizbewegung und nicht um eine durch Turgorverminderung bewirkte Erschlaffung handelt, was übrigens auch dadurch bestätigt wird, dass



Ein *Lamium*-Stengel, der bei sinkender Temperatur die Horizontalstellung einnimmt. *a* 8. Mai; *b* 9. Mai 5 Nm.; *c* 9. Mai 8 Nm.; *d* 10. Mai 7 Vm.; *e* 11. Mai 7 Vm. Die Figuren wurden mit einem halbirten Bleistift direct nach dem auf einem Blatte Papier liegenden Sprosse gezeichnet; Fig. *a* reconstruirt. Vergl. übrigens den Text.

die Blätter durch Torsionen ihrer Stiele die horizontale Lage fortwährend behaupteten.

Lässt man eine *Lamium*-Pflanze, deren Sprosse bei höherer Temperatur die Vertikalstellung angenommen haben, bei niedriger Temperatur auf dem Klinostaten rotiren, so treten auch hier, ebenso wie bei *Holosteum*, Krümmungen ein, wodurch die Sprosse nach einigen Tagen anscheinend in eine der Horizontallage entsprechende Stellung gelangen. Ein Blick auf Fig. I, Taf. VI verglichen mit Fig. III, Taf. VI lässt aber aufs deutlichste erkennen, dass die am Klinostaten stattfindenden Bewegungen keineswegs geotropisch sind. Fig. I, Taf. VI stellt eine *Lamium*-Pflanze dar, deren Sprosse zuerst bei höherer Temperatur aufrecht gewachsen waren, dann aber nach einem viertägigem Aufenthalt im Freien bei niedriger Temperatur in die Horizontallage zurückgekehrt sind; nur die Blüthenstandachse zeigt eine geotropische Aufwärtskrümmung. Fig. III, Taf. VI zeigt eine *Lamium*-Pflanze, deren Sprosse ebenfalls zuerst bei höherer Temperatur Vertikalstellung angenommen haben, dann aber im Freien bei niedriger Temperatur vier Tage (und Nächte) auf dem Klinostaten rotirt haben[1]). Der Verlauf der in diesem Falle entstandenen Krümmungen lässt ja keinen Zweifel darüber, dass wir es hier mit rein epinastischen Krümmungen zu thun haben.

Bei dem de Vries'schen Flankenstellungsversuche erfolgen bei niedriger Temperatur sehr starke seitliche Krümmungen. Diese Epinastie bewirkt bei *Lamium* gleich wie bei *Holosteum*, dass vertikal gestellte Sprosse bei niedriger Temperatur immer durch verstärktes Längenwachsthum ihrer natürlichen Oberseite die Horizontallage erreichen. Bei Temperaturen nahe dem Nullpunkte zeigen die Sprosse eine ausgeprägte Tendenz, mehr oder weniger stark abwärts zu wachsen, was wohl in erster Linie auf eine durch Temperaturerniedrigung bewirkte Zunahme der Epinastie zurückzuführen ist.

Bei höherer Temperatur (+ 20--30° C.) erlischt die Epinastie völlig. Das nämliche findet bei niedriger Temperatur auch im Dunkeln statt; im Freien verdunkelte Sprosse nehmen nach einigen Tagen immer die Vertikalsstellung an, stimmen also auch in dieser Beziehung mit den *Holosteum*-Stengeln überein.

1) Für diese Versuche wurde der Klinostat mit dem eingespannten Blüthentopf im Freien, an der Nordseite des botanischen Institutes, aufgestellt; der Kasten mit dem Uhrwerke wurde mittels Wachstücher gegen Regen, Schnee u. s. w. geschützt, nur der äusserste Theil der horizontal gerichteten Achse mit dem Topf ragte frei in die Luft hervor.

In Bezug auf die Orientirung zum Lichte haben zahlreiche Versuche ergeben, dass die *Lamium*-Sprosse bei niedriger Temperatur schwach, aber deutlich, bei höherer Temperatur stark positiv phototropisch reagiren.

Aus den jetzt referirten Befunden geht also hervor, dass die Sprosse unserer Pflanze bei niedriger Temperatur diagetropisch und dabei stark epinastisch sind. Bei höherer Temperatur wird der Diageotropismus in negativen Geotropismus verwandelt und gleichzeitig schwindet die Epinastie. Ebenso wie bei *Holosteum* geschieht dieser Umschlag nicht mit einem Schlage, sondern graduell, so dass innerhalb gewisser Grenzen jeder Temperaturgrad eine bestimmte Neigung zur Horizontalen bedingt.

Im Frühling scheinen *Holosteum* und *Lamium* ungefähr auf gleiche Temperaturen abgestimmt zu sein, so dass die Sprosse beider Pflanzen auf dem Wege von der Horizontal- zur Vertikallage annähernd gleichen Schritt halten. Hingegen scheint *Lamium* im Herbst sich in etwas anderer Reizstimmung zu befinden als im Frühling. Die im Herbst hervorwachsenden Sprosse nehmen sofort Horizontalstellung ein, und zwar auch bei einem Wärmegrad, der im Frühling unbedingt Vertikalstellung herbeiführen würde. Als junge Pflanzen, welche Anfang September aufgegangen waren, Ende October in ein Gewächshaus, wo die Temperatur am Tage + 20° C. erreichte und nachts nie unter + 8° C. herabsank, placirt wurden, so verliessen die Sprosse allerdings die Horizontallage, blieben aber in einem Winkel von etwa 45° über der Horizontalen stehen. Als die Pflanzen in einen Roux'schen Thermostaten bei + 25° C. eingeführt wurden, richteten sich die Sprosse rasch vertikal aufwärts.

Was den anatomischen Bau der *Lamium*-Sprosse betrifft, so sind dieselben annähernd radial gebaut; nur das Rindenparenchym ist bei den kriechenden Stengeln auf der Unterseite etwas lockerer als auf der Oberseite, wo der Chlorophyllgehalt etwas grösser ist. Bei den vertikal gerichteten Sprossen ist aber diese Differenz meistens ausgeglichen. Als mechanische Elemente functioniren mächtige Collenchymbündel, dagegen treten die verholzten Elemente stark zurück; erst spät kommt ein aus dünnwandigen, schwach verholzten Zellen gebildeter, 1—2 schichtiger Sclerenchymmantel zu Stande.

Mit *Lamium purpureum* L. stimmt in Bezug auf die hier abgehandelten Verhältnisse *L. amplexicaule* L. im Wesentlichen

überein. Doch bleiben die Sprosse dieser Art, so lange sie horizontal wachsen, völlig gerade (keine geotropische Aufwärtskrümmung der Sprossgipfel), und die oberen, sitzenden Blätter zeigen keine bestimmte Beziehung zum Lichteinfall, resp. zur Lothlinie.

Die mehrjährigen Arten der Gattung *Lamium (L. album* L., *L. maculatum* L.*)* sowie *Ballota ruderalis* stimmen insofern mit *L. purpureum* überein, als die im Frühling hervorwachsenden Sprosse anfangs annähernd horizontal wachsen, später aber die vertikale Richtung einschlagen. Doch spielt sich die Hauptentwickelung dieser Pflanzen ab zu einer Zeit, wo die Temperatur normalerweise nicht so weit herabsinkt, dass eine Umstimmung des Geotropismus herbeigeführt werden kann. Dagegen sieht man nicht selten, wie die blüthentragenden Sprosse von *Galeobdolon luteum* L., welche Ende Mai ganz aufrecht stehen, in der ersten Hälfte des Mai bei kaltem Wetter fast horizontal wachsen, auch wenn sie eine Länge von 15—20 cm erreicht haben.

Veronica Chamaedrys.

Die blüthentragenden Sprosse dieser Pflanze wachsen im Frühling bei kaltem Wetter horizontal und können, falls die niedrige Temperatur anhält, in diesem Zustande zum Blühen gelangen. Bei höherer Temperatur sowie im Dunkeln richten die Stengel sich aufwärts. Auf dem Klinostaten unterbleibt die Aufwärtskrümmung. Der Flankenstellungsversuch ergiebt auch bei niedriger Temperatur entweder gar keine oder nur schwache Epinastie; sonst stimmt diese *Veronica*-Art völlig mit *Lamium* überein.

Im Sommer erzeugt *Veronica Chamaedrys* sterile Ausläufer, die bei der zu dieser Zeit herrschenden hohen Temperatur diageo-



in ihren Blattachseln neue Aeste, sodass auch hier ein vom Centrum radiär ausstrahlendes Sprosssystem zustande kommt.

Diese Sprosse, welche meistens eine Länge von 15—25 cm erreichen, wachsen im Frühling bei kaltem Wetter völlig horizontal, dem Boden dicht angeschmiegt; die Blattspreiten sind durch Torsionen der Stiele auch in eine horizontale Lage gebracht. Wird nun eine solche Pflanze in ein warmes Zimmer gebracht, so erheben sich die Sprossgipfel, aber diese Aufwärtskrümmung erstreckt sich immer nur auf die obersten 3—5 cm, der übrige Theil des Sprosses bleibt fortwährend horizontal. Auch im Dunkeln trat eine ähnliche Aufwärtskrümmung ein.

Anders gestalten sich aber die Verhältnisse, wenn man junge Keimpflänzchen, die ausser den Kotyledonen etwa nur ein Blattpaar erzeugt haben, bei hoher Temperatur kultivirt. Es entstehen dann völlig aufrechte orthotrope Pflanzen, die eine Höhe von 15 cm erreichen können und in diesem Zustande Blüthen und Früchte erzeugen. Früher oder später gewahrt man aber meistens, dass diese Pflanzen in Folge der mechanischen Schwäche des Hypocotyls nach dieser oder jener Seite herumfallen; ist dies einmal geschehen, so führen die Blattstiele Torsionen aus, sodass die Spreiten horizontale Lage einnehmen, und der Stengel wächst von jetzt ab, allerdings mit aufwärts gerichtetem Sprossgipfel, horizontal weiter. — In einem Gewächshause, wo die Temperatur am Tage 15—17° C erreichte, in der Nacht aber öfter auf + 4° C herunterging, nahmen die *Veronica*-Sprosse eine schräge Stellung ein (etwa 45°) und verharrten während mehrerer Wochen in dieser Lage.

Bei niedriger Temperatur sind die Sprosse dieser *Veronica*-Art sehr stark epinastisch; der Flankenstellungsversuch ergiebt immer eine sehr scharfe, hakenförmige Krümmung zur Seite. Bei höherer Temperatur erlischt die Epinastie vollkommen; wenn aber die Sprosse bei kaltem Wetter schräg abwärts wachsen, so dürfte wohl dies auch hier in erster Linie auf eine Verstärkung der Epinastie zurückzuführen sein.

Wenn man einen im Freien bei niedriger Temperatur wachsenden *Veronica*-Spross um 180° dreht, sodass die natürliche Oberseite jetzt nach unten sieht, und das Organ in dieser Lage fixirt, so erfolgt nach einem, höchstens nach zwei Tagen eine sehr energische hakenförmige Aufwärtskrümmung des Sprossgipfels, sodass an der fortwachsenden Zone die frühere Orientirung der Ober- und Unterseite wieder hergestellt wird. Dies stimmt anscheinend mit

dem Verhalten der von Czapek[1]) **genauer studirten Sprosse von** *Atropa, Pellionia* u. dgl. überein. Diese Analogie ist aber nur eine scheinbare, denn während die um 190° gedrehten Sprosse von *Pellionia* nach der hakenförmigen Aufwärtskrümmung diageotropisch in der neuen Richtung fortwachsen, so zeigt es sich in unserem Falle regelmässig, dass sich die Aufwärtskrümmung nach dem Verlauf von wieder zwei Tagen völlig ausgeglichen hat und dass der Spross wieder in der alten Richtung geradeaus wächst, wobei die frühere Unterseite zur Oberseite geworden ist. Diesen Versuch kann man beliebig oft wiederholen, immer erhält man bei niedriger Temperatur das nämliche Resultat: zuerst eine scharfe hakenförmige Aufwärtskrümmung, die sich bald wieder ebenso prompt ausgleicht[2]).

Wie sind nun diese Verhältnisse zu erklären?

Zunächst müssen wir daran festhalten, dass die Dorsiventralität der *Pellionia*-Sprosse, nach Czapek's Untersuchungen, unabänderlich fixirt ist, während unser Versuch lehrt, dass die physiologische Dorsiventralität bei *Veronica hederaefolia* leicht umkehrbar ist. Bei niedriger Temperatur wächst nun der *Veronica*-Spross horizontal, indem die immerhin stark ausgeprägte Epinastie fortwährend vom Diageotropismus überwunden wird. Wird nun der Spross um 180° C gedreht, so werden die in den Geweben herrschenden Druckverhältnisse, von denen der Geotropismus abhängt, alterirt resp. umgekehrt; es verstreicht ein gewisser Zeitraum, ehe der Spross sich über seine Lage orientirt hat[3]), und in dieser Zwischenzeit, wo der Geotropismus nicht zur Geltung kommt, gewinnt die Epinastie die Oberhand und bewirkt die oben geschilderte hakenförmige Aufwärtskrümmung, wodurch der oberste Theil des Sprossgipfels eine fast horizontale Lage bekommt. Später setzt dann der

geführt und ein völliger Ausgleich der epinastischen Aufwärtskrümmung erzielt wird. Ausgeschlossen ist es übrigens nicht, dass auch andere Factoren bei den jetzt abgehandelten Verhältnissen mitspielen; ich gedenke auf diese Verhältnisse bei einer anderen Gelegenheit etwas näher einzugehen.

An *Veronica hederaefolia* schliesst sich *Stellaria media*, die in allen oben erwähnten Punkten mit *Veronica* übereinstimmt, abgesehen davon, dass die Epinastie auch bei niederer Temperatur anscheinend schwach ausgebildet ist.

Lysimachia Nummularia.

Das Verhalten dieser Pflanze zur Schwerkraft und zum Lichte ist in jüngster Zeit eingehend von Czapek und Oltmanns untersucht worden. Die *Lysimachia*-Stengel sind schwach positiv phototropisch[1]), im Lichte diageotropisch und im Dunkeln negativ geotropisch; Epinastie ist nach Czapek nicht vorhanden. Ich kann diese Angaben nur bestätigen, insofern dieselben sich auf die im Sommer hervorwachsenden Stengel beziehen; dagegen lässt sich durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch leicht zeigen, dass die überwinterten Sprosse bei niedriger Temperatur deutlich epinastisch sind. Dreht man einen solchen *Lysimachia*-Spross um 180°, so erfolgt ganz wie bei *Veronica hederaefolia* eine hakenförmige Aufwärtskrümmung, die nach einiger Zeit wieder ausgeglichen wird.

Czapek[2]) erwähnt, dass „wenn man Pflanzen von *Lysimachia Nummularia* parallel der Sprossachse am Klinostaten dreht, so gewinnen sie ein äusserlich ganz radiäres Aussehen; die Blätter verharren, statt sich wie sonst mittels Blattstieltorsion zweizeilig mit ihren Spreiten zu stellen, in der decussirten Lage, und die Sprossachse bleibt gerade". *Lysimachia*-Pflanzen von ganz ähnlichem Aussehen erhielt ich durch Kultur in sehr feuchter Luft bei hoher Temperatur, wobei die Pflanzen eine Höhe von 15—20 cm erreichten und sehr grosse, decussirte Blätter entwickelten.

---

1) Wenn man etiolirte, aufrecht wachsende *Lysimachia*-Stengel von unten beleuchtet, so wird der Geotropismus völlig überwunden und die Stengel krümmen sich vertikal abwärts.

2) Richtungsursachen plagiotroper Organe, p. 1236.

Senecio vulgaris.

Vöchting erwähnt[1]), dass diese Pflanze beim Uebergang vom Herbst in den Winter an den Sprossen Abwärtskrümmungen aufzeigt, welche „wahrscheinlich durch niedrige Temperatur verursacht werden“. Auf Grund eigener Untersuchungen kann ich die Richtigkeit dieser Vermuthung Vöchting's durchaus bestätigen, doch möchte ich gleich hervorheben, dass man besonders Ende November und Anfang December bei *Senecio vulgaris* oft Abwärtskrümmungen antrifft, die nur durch die aus erschwerter Wasseraufnahme resultirende Turgorerschlaffung verursacht werden. Im übrigen stimmt *Senecio* so nahe mit *Lamium purpureum* überein, dass eine nähere Schilderung nicht nöthig ist. Verholzte Elemente sind bei den sonst überaus kräftigen Frühlingssprossen ausser den Gefässen gar nicht vorhanden. Epinastie auch bei niedriger Temperatur relativ schwach.

Mit *Senecio* stimmen von den einheimischen Compositen *Chrysanthemum Leucanthemum* und *Antennaria dioica* überein. Vielleicht verdient es an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, dass von *Chrysanthemum* verschiedene physiologische Rassen existiren. welche bezüglich der geotropischen Eigenschaften merkbar von einander differiren; Mitte Mai z. B. findet man nebeneinander sowohl Pflanzen mit völlig aufrechten wie Pflanzen mit kriechenden Stengeln.

Von anderen in Schweden wildwachsenden Pflanzen, die in Bezug auf ihre geotropischen Eigenschaften mit *Senecio vulgaris* mehr oder weniger übereinstimmen, mögen noch erwähnt werden: *Linaria vulgaris L.*, *Alyssum calycinum L.*, *Pulmonaria angustifolia L.*, *Ficaria vulgaris* (stark epinastisch), *Hypericum perforatum* u. s. w.

Die Alpenpflanzen.

In seinem schon öfters citirten Aufsatze äussert Vöchting (p. 50):

„Mit gutem Grunde darf man annehmen, dass das Kriechen mancher Alpenpflanzen theilweise oder gänzlich auf dem Einflusse niedriger Temperatur beruht. Man bedenke, dass selbst in den

1) Ueber den Einfluss nied. Temp. auf die Sprossbildung, p. 49.

eigentlichen Sommermonaten im Hochgebirge noch weit unter der Schneegrenze häufig Temperaturen unter Nullgrad vorkommen. Vielleicht wirken intensive Beleuchtung und niedrige Temperatur in demselben Sinne."

Nachdem Vöchting die Warming'sche Annahme, dass die betreffenden Sprosse thermotropische Bewegungen ausführen, zurückgewiesen hat, setzt er fort:

„So wichtig der Einfluss der Wärme auf die Bewegungen der Sprosse auch sein mag, er darf doch nicht überschätzt werden. Schon die Thatsache, dass Arten wie *Salix retusa*, *herbacea* u. a. in unsern botanischen Gärten sich ebenso dem Boden anschmiegen wie im Hochgebirge, warnt vor jeder Verallgemeinerung der bei der Untersuchung krautiger Pflanzen gewonnenen Schlüsse. Vermuthlich bewirkt intensive Beleuchtung hier die Richtung der Sprosse, möglich auch, dass die Schwerkraft einwirkt, dass die Triebe diageotropisch sind. Weitere Untersuchungen müssen hierüber Aufschluss geben."

Die soeben angeführten Beobachtungen Vöchting's kann ich nur theilweise bestätigen. Allerdings hat es sich gezeigt, dass eine *Salix reticulata*, die seit Jahren im botanischen Garten zu Lund kultivirt wird, die kriechende Wuchsform beibehalten hat. Dagegen hat eine *Salix herbacea*, die ich im Jahre 1897 aus Norwegen mitbrachte und die seitdem als Topfpflanze im Treibkasten kultivirt wurde, die Spalierform völlig aufgegeben; sie wächst jetzt ganz aufrecht und erinnert an eine sehr kleine Zwergform, etwa von *S. aurita*. Unter ähnlichen Verhältnissen hat *Saxifraga oppositifolia*, die im Hochgebirge nur kriechende Sprosse erzeugt, in Lund aufrechte, 6—10 cm lange Stengel hervorgebracht.

Diese Beobachtungen machen es recht wahrscheinlich, dass auch manche alpine Pflanzen, zumal Sträucher, bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer negativ geotropisch sind. Dass manche Arten in unsern botanischen Gärten sich dem Boden ebenso anschmiegen wie im Hochgebirge, dürfte in vielen Fällen darauf beruhen, dass das Wachsthum dieser Pflanzen auch in unsern Gärten zu einer Zeit stattfindet, wo die Temperatur noch niedrig ist. In anderen Fällen ist vielleicht der Diageotropismus erblich fixirt worden, sodass er nicht mehr von Temperaturschwankungen alterirt wird.

Die durch Temperaturwechsel hervorgerufenen Bewegungen der Blüthenstiele.

Es wurde schon im Vorigen auf die Untersuchungen von Vöchting[1]) hingewiesen, aus denen hervorgeht, dass die Blüthenstiele der *Anemone stellata* durch Temperaturveränderungen innerhalb gewisser Grenzen zu eigenthümlichen Bewegungen veranlasst werden: bei steigender Temperatur richtet sich der Stiel empor, bei sinkender Temperatur krümmt er sich abwärts.

Meine Versuche beschränkten sich bis jetzt auf *Anemone nemorosa*, die, wie Vöchting vermuthet[2]) und soweit ich finden konnte, sich in dieser Beziehung ähnlich wie *A. stellata* verhält. Als Versuchsobjecte dienten mir eingetopfte Pflanzen, die abwechselnd höherer und niederer Temperatur ausgesetzt wurden.

Wenn nun *Anemone*-Pflanzen mit abwärts gekrümmten Stielen auf dem Klinostaten bei höherer Temperatur gedreht wurden, so erfolgte immer Geradestreckung der Blüthenstiele. An diesen Bewegungen ist also der Geotropismus nicht betheiligt[3]); es handelt sich hier offenbar um eine Art thermonastischer Bewegungen, die als physiologisch ungleichwerthig scharf von den vorher beschriebenen, auf geotropischer Reizumstimmung beruhenden Krümmungsbewegungen zu trennen sind.

Weitere Fälle dieser Art habe ich nicht genauer untersuchen können, weil mir in der relativ kurzen Zeit, wo solche Experimente ausgeführt werden können, nur ein einziger Klinostat zur Verfügung stand. Vermuthlich würde es sich zeigen, dass manche andere, äusserlich ähnliche Fälle wie *Tulipa silvestris*, *Oxalis Acetosella*, vielleicht auch *Taraxacum officinale* zu derselben physiologischen Kategorie wie *Anemone nemorosa* gehören.

---

1) Ueber den Einfluss der Wärme etc. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXI, p. 285.

2) l. c., p. 297.

3) Auch wenn man mit Noll annehmen wollte, dass gewisse plagiotrope Organe auf dem Klinostaten geotropische Krümmungen ausführen können, so kann doch in diesem Falle von derartigen Bewegungen keine Rede sein, weil bei höherer Temperatur der Blüthenstiel doch als orthotropes, negativ geotropisches Organ reagiren würde, und dann gleich wie die horizontalen Sprosse von *Lamium*. *Holosteum* u. s. w. in der einmal gegebenen Richtung fortwachsen würde.

Analoge Erscheinungen bei Laubblättern.

Schon Wittrock[1]) hat darauf hingewiesen, dass die Blätter mancher krautigen Pflanzen im Spätherbst und Winter im Bogen abwärts gekrümmt sind oder sich dem Boden dicht anschmiegen. Die Mechanik dieser Abwärtskrümmungen ist dann näher von Wille[2]) untersucht worden, welcher die Sache in folgender Weise erklärt: In den Stielen der betreffenden Blätter verlaufen Collenchymbündel, die auf der Unterseite stärker entwickelt sind als auf der Oberseite und durch den Turgor des Parenchyms im Zustande passiver Dehnung erhalten werden. Sobald nun in Folge niedriger Temperatur diese Spannung nachlässt, contrahiren sich die Collenchymbündel, und zwar die grösseren der Unterseite stärker als die kleineren der Oberseite; hiedurch kommt dann die Abwärtskrümmung zu Stande.

Ich bezweifle nicht, dass diese Erklärung für die von Wille näher untersuchten Fälle (*Geum urbanum* u. a.) zutrifft, doch möchte ich gleich hervorheben, dass sich manche Pflanzen in diesem Punkte ohne die Beihilfe der Collenchymbündel zu helfen wissen. Die grossen Blätter der *Saxifraga crassifolia* liegen im Spätherbst schlaff auf dem Boden ausgebreitet; ebenso im Frühling bei kaltem Wetter die Blätter von *Hyacinthus orientalis* u. a. Die hier wirksame Turgorerschlaffung ist aber hier ebenso wenig wie in den von Wille untersuchten Fällen eine Reizerscheinung, sondern beruht einfach auf der Unfähigkeit der Wurzeln, bei diesen niedrigen Temperaturen genügende Wasserquantitäten aufzunehmen. Es handelt sich also hier um rein physikalische Vorgänge, die allerdings in biologischer Hinsicht nützlich sein können, die aber mit Reizbewegungen gar nichts zu thun haben.

Wille bemerkt indessen selbst[3]), dass man in einem Falle, und zwar bei *Androsace lactiflora*, die Ursache der Abwärtskrümmung darin zu suchen hat, dass die Oberseite des Blattes stärker wächst als die Unterseite, und auch Vöchting[4]) glaubt die Frage auf-

1) Botan. Centralbl., Bd. 16, p. 350.

2) Om de mekaniske Aarsager til at visse Planters Bladstilke krumme sig ved Temperaturer, der naerme sig Fryspunktet. Öfvers. af K. Vet. Akadem. Förhandl. 1884, No. 2.

3) l. c., p. 82.

4) l. c., p. 51.

werfen zu sollen, „ob nicht an jungen Blättern bei sinkender Temperatur auch erhöhtes Wachsthum der Oberseite eintrete". Diese Vermuthung Vöchting's ist sicher für manche Fälle zutreffend. Die im Spätherbst hervorspriessenden, grundständigen Blätter von *Bellis perennis*, *Geranium pusillum*, *Oenothera biennis*, *Chelidonium majus*, auch die jüngeren Blätter von *Saxifraga crassifolia* u. a. wachsen zu dieser Zeit völlig horizontal und schmiegen sich dicht dem Boden an; bei höherer Temperatur erheben sie sich mehr oder weniger; die Blätter von *Bellis* nahmen sogar, als die Pflanze während einiger Wochen in einem Gewächshause bei 15—20° C gehalten wurde, genau die Vertikalstellung ein. In diesen Fällen handelt es sich sicher um durch Wachsthumsvorgänge vermittelte Bewegungen. Dabei bleibt aber noch die Frage offen, ob wir es hier mit thermonastischen Bewegungen zu thun haben, oder ob eine durch den Temperaturwechsel bedingte Veränderung des Geotropismus vorliegt. Gewisse an *Bellis* gemachte Beobachtungen sprechen für die letztere Alternative, jedoch ergaben Klinostatenversuche, die zur Entscheidung der Frage angestellt wurden, bis jetzt noch keine eindeutigen Resultate. Am wahrscheinlichsten ist wohl, dass hier beiderlei Vorgänge unterstützend in einander greifen.

III. Allgemeine Resultate.
Die biologische Bedeutung der Psychroklinie.

Aus den im Vorigen mitgetheilten Beobachtungen geht Folgendes hervor: Eine erhebliche Menge skandinavischer (und norddeutscher) Frühjahrspflanzen besitzen innerhalb gewisser Grenzen die Fähigkeit, je nach der Temperatur eine horizontale oder vertikale Wachsthumsrichtung einzuschlagen. Insofern es sich um vegetative Sprosse handelt, beruht diese Veränderung der Wachsthumsrichtung in allen näher untersuchten Fällen[1]) darauf, dass die Sprosse bei niederer Temperatur diageotropisch, bei höherer Tem-

1) Obschon ich keine Gelegenheit gehabt habe, mit Vöchting's Versuchspflanze (*Mimulus Tillingii*) zu experimentiren, und Vöchting selbst, der keine Klinostatenversuche gemacht, sich sehr zurückhaltend über die physiologische Natur der betreffenden Bewegungen äussert, so kann es doch kaum bezweifelt werden, dass es sich auch bei *Mimulus* um eine durch Temperaturänderung bewirkte Umstimmung des Geotropismus handelt.

peratur negativ geotropisch sind. Wir stehen also hier vor einem typischen Fall von dynamischer Anisotropie.

Dagegen werden die Bewegungen, welche durch Temperaturänderungen an den Blüthenstielen veranlasst werden, wenigstens bei *Anemone nemorosa*, ohne Mitwirkung des Geotropismus ausgeführt und sind also rein thermonastischer Natur.

Der Uebergang von der Horizontallage zur Vertikalstellung geschieht an den Laubsprossen bei allmählich steigender Temperatur nicht mit einem Schlage, sondern continuirlich, sodass innerhalb gewisser Grenzen jedem Temperaturgrade eine bestimmte Lage des Sprosses entspricht.

Im allgemeinen sind diejenigen Laubsprosse, deren geotropische Reizstimmung durch Temperaturänderung beeinflusst wird, bei niedriger Temperatur mehr oder weniger epinastisch. Diese Epinastie erlischt völlig bei höherer Temperatur (+ 20° C) und erreicht ihr Maximum bei Temperaturen dicht oberhalb des Nullpunktes.

Die bei niedriger Temperatur vorhandene Epinastie bewirkt, dass derartige Sprosse, wenn sie in der Wärme Vertikalstellung angenommen haben und dann bei niedriger Temperatur auf dem Klinostaten gedreht werden, Abwärtskrümmungen ausführen, welche in gewissen Fällen mit geotropischen Bewegungen verwechselt werden können, thatsächlich aber epinastischer Natur sind.

Im Dunkeln tritt auch bei niedriger Temperatur eine Veränderung der geotropischen Reizstimmung ein, sodass die im Lichte diageotropischen Sprosse negativ geotropisch werden.

Durch Anwendung geeigneter Temperaturen kann man die orthotropen Keimpflanzen von *Holosteum*, *Lamium* u. s. w. sich direct zu orthotropen, negativ geotropischen Pflanzen entwickeln lassen. Andererseits können diese Pflanzen, wenn sie bei niedriger Temperatur kultivirt werden, ihren ganzen Lebenscyclus als plagiotrope, diageotropische Pflanzen durchmachen.

Die Fähigkeit, je nach der Temperatur eine verschiedene Lage einzunehmen, bleibt in den meisten hierhergehörigen Fällen auffallend lange erhalten, sodass blühende Sprosse von *Lamium*, *Holosteum* u. s. w. fast in ihrer ganzen Länge krümmungsfähig bleiben. Hiermit in Zusammenhang steht die geringe Ausbildung, welche die verholzten Elemente in diesen Sprossen erfahren.

Die überwinternden Blätter mancher krautartigen Gewächse nehmen im Winter eine horizontale Stellung ein, sodass sie dem

Boden dicht angeschmiegt werden. Obwohl die Erklärung Wille's, nach welcher diese Abwärtskrümmung durch Turgorerschlaffung und Contraction passiv gespannter Collenchymstränge erfolgt, für bestimmte Fälle richtig sein mag, so ist es andererseits eine leicht zu constatirende Thatsache, dass die betreffenden Abwärtskrümmungen in vielen Fällen durch Wachsthumsprocesse zu Stande kommen.

Die von Vöchting eingeführte Bezeichnung Psychroklinie umfasst eine Reihe von Erscheinungen, welche zweifelsohne dieselbe biologische Bedeutung haben, in physiologischer Hinsicht aber keineswegs gleichwerthig sind. Als physiologischer Terminus wird wohl dieser Ausdruck am besten aufzugeben sein, falls man die Bezeichnung nicht eben für solche Fälle reserviren will, wo thatsächlich die Temperatur eine Umstimmung des Geotropismus herbeiführt. Man würde dann bei *Lysimachia, Rubus* u. s. w. per analogiam von Photoklinie als Gegensatz zum Phototropismus, in anderen Fällen vielleicht von Hydroklinie resp. Hydrotropismus reden können. Will man eine derartige Terminologie nicht acceptiren, so wird wohl die Bezeichnung Psychroklinie nur als biologische Sammelrubrik zu gebrauchen sein.

Die im Vorigen behandelten Pflanzen, deren Geotropismus durch Temperaturänderungen beeinflusst wird, sind fast ausschliesslich Frühjahrspflanzen, welche ihre Entwickelung vor dem Eintritt der warmen Jahreszeit völlig abgeschlossen haben[1]). Verschiedene Umstände sprechen indessen dafür, dass psychroklinische Eigenschaften auch anderen Pflanzen innewohnen, bei denen sie normaler Weise nicht zur Geltung kommen.

Die Stengel einer blühenden *Veronica serpyllifolia* sind bekanntlich zum grossen Theile kriechend oder niederliegend, oberwärts aber aufsteigend, mit vertikal aufrechtstehendem Blüthenstand. Man fasst wohl in diesen und ähnlichen Fällen die Aenderung der Wachsthumsrichtung meistens als einen Ausdruck temporärer resp. organischer Anisotropie auf. Eine Beobachtung, die ich gelegent-

1) Ueber die Verbreitung und sonstigen Lebensverhältnisse des *Mimulus Tillingii* Rgl. macht Vöchting keine Angaben; nach Index Kewensis soll diese Art mit *M. luteus* identisch sein.

lich im botanischen Garten zu Lund gemacht habe, macht es indessen sehr wahrscheinlich, dass es sich auch hier um einen Fall von Psychroklinie handelt. Im Februar dieses Jahres (1902) fand ich zufällig auf freiem Lande zwei recht kräftige Individuen dieser Pflanze, deren Keimung offenbar eine erhebliche Verspätung erlitten und die in voller Blüthe vom Winter überrascht worden waren. Sämmtliche Stengel und auch die 4—5 cm langen Blüthentrauben hatten eine völlig horizontale Lage eingenommen; nur das oberste, etwa 5 mm lange Stück der Blüthenstandachse zeigte eine deutliche Aufwärtskrümmung; alle Blätter waren mit ihren Spreiten zweizeilig orientirt. Von einer Depression durch Turgorerschlaffung konnte hier keine Rede sein; es war augenscheinlich, dass die niedrige Temperatur nicht nur in den vegetativen Sprossen, sondern auch in den Blüthenstandachsen Diageotropismus hervorgerufen hatte.

Auf Grund solcher Erfahrungen kann man die Frage aufwerfen, ob nicht in manchen anderen Fällen, wo man die im Sommer eintretende Aufrichtung des Stengels oder der Blüthenstandachse als temporäre oder organische Anisotropie auffasst, thatsächlich eine durch die Temperatur bewirkte (dynamische) Anisotropie vorliegt. Obwohl diese Annahme für manche Fälle zutreffen dürfte, so darf man doch, wie übrigens auch Vöchting betont, den Einfluss der Temperatur auf die Sprossrichtung nicht überschätzen. Um nun ein recht bezeichnendes Beispiel vorzuführen, so sind die Schösslinge der *Rubi corylifolii* und auch mancher hochwüchsigen *Rubi* (*R. polyanthemos* Lindeb., *R. Radula* Whe., *R. villicaulis* Koehl. u. s. w.) im Frühling, wenn sie aus der Erde hervortreten, negativ geotropisch, werden aber nach verhältnissmässig kurzer Zeit diageotropisch; im Herbst (Ende September, Anfang October) krümmen sich die Schösslinge abwärts und bohren sich in den Boden hinein. Diese Abwärtskrümmung ist, wie ich gefunden habe, eine rein geotropische, steht aber in keinem Zusammenhang mit der im Herbst stattfindenden Temperaturerniedrigung, indem Schösslinge, die Ende September in ein warmes Gewächshaus eingeführt wurden, ebenso rasche und energische Abwärtskrümmungen ausführten wie die im Freien befindlichen Sprosse. In dem *Rubus*-Schössling haben wir also ein Organ, das unabhängig von äusseren Verhältnissen succesive alle Arten des Geotropismus aufzeigt und also ein sehr hübsches Beispiel von temporärer Anisotropie abgiebt.

Vom biologischen Gesichtspunkte müssen die in diesem Aufsatze abgehandelten Richtungsbewegungen als sehr rationell bezeichnet werden. Vöchting weist darauf hin, dass „je dichter die Organe dem Boden angeschmiegt sind, um so kleiner ist ihre Wärme ausstrahlende Oberfläche, um so geringer daher die Gefahr des Erfrierens“. Besonders im zeitigen Frühjahre, wo die Pflanzen tagsüber oft erheblich erwärmt werden, in der Nacht aber bei unbedecktem Himmel durch Strahlung stark abgekühlt werden, ist die kriechende Wuchsform der Sprosse in dieser Hinsicht zweifelsohne von einschneidender Bedeutung.

Die dem Boden angeschmiegte Lage der Organe gewährt der Pflanze auch einen willkommenen Schutz gegen zu starke Transpiration. Wenn man im Frühling abgeschnittene Zweige von *Lamium, Holosteum, Veronica* u. s. w. in ein warmes Zimmer bringt, so ist man erstaunt darüber, wie schnell die Blätter und Sprosse welken. Die mikroskopische Untersuchung ergiebt auch, dass die betreffenden Pflanzentheile gar keine anatomischen Structurverhältnisse zeigen, die als Transpirationsschutz dienen könnten: die Epidermis der Blätter ist beiderseits sehr dünn, schützende Haar- oder Wachsüberzüge fehlen, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und das Mesophyll sehr locker gebaut; bei *Holosteum* ist sogar das Palissadenparenchym so locker gebaut, wie ich es bei keiner anderen skandinavischen Pflanze gesehen habe. Da nun bekanntlich ein gefrorener Boden in physiologischer Hinsicht mit einem wasserfreien gleichwerthig ist, so muss es natürlich für diese zeitigen Frühjahrspflanzen von grösster Bedeutung sein, gegebenen Falles ihre Sprosse und Blätter dem Boden anschmiegen und in dieser Weise die Transpiration herabsetzen zu können[1]).

Für die überwinternden Pflanzen dieser Kategorie kommt noch in Betracht der Schutz, den die kriechende Lage der Pflanze gegen den Druck der schmelzenden Schneemassen gewährt. Die *Lamium*-Pflanzen z. B., deren Sprosse schon im Herbst eine gewisse Länge erreicht haben, würden den Winter sicher nicht überleben, falls sie in aufrechter Stellung eingeschneit würden, weil sie dann vom Drucke der schmelzenden Schneemassen völlig zerbröckelt werden müssten. Es ist übrigens in dieser Beziehung bemerkenswerth, dass

---

1) Sechs *Lamium*-Triebe, welche Mitte April (im Freien) in aufrechter Lage fixirt wurden, gingen in zwei Wochen alle zu Grunde, allem Anschein nach in Folge zu starker Transpiration.

in Skandinavien sämmtliche wintergrüne Pflanzen entweder dicht am Boden dahinkriechen (*Lamium*, *Senecio*, *Linnaea*, *Oxycoccus* u. s. w.) oder grundständige Blätter besitzen (*Pyrola*, manche zweijährige Pflanzen), oder die Blätter haben Nadelform resp. nadelähnliche Gestaltung angenommen (Nadelhölzer, *Erica*, *Sedum*). Es steht dies offenbar damit in Zusammenhang, dass aufrechte Pflanzen mit wohlentwickelten Blattspreiten aus dem eben angeführten Grunde im nordischen Klima nicht existenzfähig sind[1]).

Was schliesslich die bei niedriger Temperatur eintretende Epinastie betrifft, so liegt auch ihre biologische Bedeutung auf der Hand. Erstens werden die Sprosse dadurch dem Boden dichter angepresst, und zweitens werden sie durch die Epinastie dazu befähigt, bei kaltem Wetter sich auch einem etwas abschüssigen Boden anzuschmiegen. Das Eingreifen der Epinastie bei niedriger Temperatur erscheint um so wünschenswerther, als die geotropischen Reizvorgänge bei Graden dicht an dem Nullpunkte jedenfalls sehr verlangsamt werden, und nach den neuesten Befunden Haberlandt's[2]) die geotropische Perceptionsfähigkeit bei so niedrigen Temperaturen völlig erlöschen kann.

---

1) Eine hübsche Illustration zu dem im Texte Gesagten liefern einige Beobachtungen, die ich im botanischen Garten zu Lund an drei *Evonymus*-Arten (*E. radicans*, *E. angustifolius* und *E. japonicus*) gemacht habe. Von diesen Arten hat *E. radicans* kriechende Aeste und breite Blätter, *E. angustifolius* wenigstens theilweise aufrechte Triebe und sehr schmale, fast nadelförmige Blätter; beide Arten überwintern ganz unbeschädigt im Freien. *Evonymus japonicus*, mit aufrechten Trieben und ziemlich grossen, breiten Blättern, vertrug die Winterkälte im Freien ohne Schaden, wurde aber Ende Februar durch den Druck des beim Aufthauen zusammensinkenden Schnees ganz zerbröckelt.

2) Haberlandt, Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Jahrg. 20, Heft 3, p. 193—195.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV.

Figur I, II. Junge *Holosteum*-Kulturen bei niedriger Temperatur.

Figur III. Aeltere „ -Kultur „ „ „

Figur IV. *Holosteum*-Kultur bei höherer Temperatur.

Figur V. *Lamium purpureum*, bei höherer Temperatur erwachsene, orthotrope Pflanze.

Tafel V.

Figur I. *Lamium purpureum*, Kultur im Freien Anfang April; einige Sprosse sind epinastisch nach unten gekrümmt (niedrige Temperatur).

Figur II. Dieselbe Kultur wie in Fig. I, von oben gesehen.

Tafel VI.

Figur I. *Lamium purpureum*, im Freien Anfang Mai (niedrige Temperatur, doch etwas höher wie in Fig. I, Taf. V).

Figur II. Dieselbe Pflanze wie in Fig. V, Taf. VI, nach vierstündigem Aufenthalt im Freien bei niedriger Temperatur.

Figur III. *Lamium purpureum*, bei höherer Temperatur erwachsene Pflanze mit orthotropen aufrechten Zweigen nach dreitägiger Rotation auf dem Klinostaten im Freien bei niedriger Temperatur.

Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose.

I. Abschnitt.

Von

Waldemar v. Wasielewski.

Mit Tafel VII.

I. Einleitung. — Historisches.

1.

Lange Zeit wenig beachtet und schattenhaft zog sich durch die Compendien, in denen die Beschreibung der indirecten Kerntheilung, der sog. Mitose oder Karyokinese, einen immer grösseren Raum beanspruchte, die Angabe, dass noch andere, mindestens noch eine andere Theilungsform für Zellkerne bekannt sei, die directe Kerntheilung, mit einem von dem Wort Mitose abgeleiteten Namen auch Amitose benannt.

In einem modernen Lehrbuch der Botanik, Zoologie oder Physiologie begegnen wir beziehentlich der Amitose wenigen kurzen, im Grossen und Ganzen übereinstimmenden Thatsachenangaben.

Strasburger[1]) erwähnt, dass die Amitose möglicher Weise die ursprüngliche Form der Kerntheilung sei, dass sich bei den niedersten Organismen Uebergänge von ihr zur Mitose nachweisen liessen, dass sie dagegen bei den höheren Pflanzen nur vereinzelt anzutreffen und dort als reducirter, wohl auch seniler Vorgang aufzufassen sei. Er beruhe z. B. in den alten Zellen von *Chara* oder *Tradescantia* auf einem Durchschnürungsvorgange, welcher oft nicht zu Ende geführt werde, bisweilen auch ungleich grosse Theilstücke liefere; eine ihm nachfolgende Zelltheilung endlich, wie bei der Mitose stets eintritt, habe hier nicht statt.

Hertwig (in seinem Werke „Die Zelle und die Gewebe")[2]) widmet ebenfalls der Amitose einen kurzen Abschnitt. Sie kommt

1) Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, „Lehrbuch der Botanik", 4. Aufl., p. 71.

2) Band I, p. 166.

danach „bei einigen wenigen Zellarten" vor und verläuft „mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise", also durch einfache Zerschnürung. Hertwig bespricht sodann den fraglichen Vorgang genauer für die Lymphkörperchen, bei denen übrigens, was von Interesse ist, häufig „der Kerntheilung die Zelltheilung auf dem Fusse" folgt. Weiterhin thut er ihres Vorkommens in Riesenzellen Erwähnung, einem Falle, dem übrigens in neuester Zeit durch Molliard[1]) und mehrere andere Autoren (Tischler, Shibata u. a.) analoge Beispiele aus dem Pflanzenreiche an die Seite gesetzt worden sind.

Es werden sodann Epithelzellen als weiterer Fundort für Amitosen angegeben und eines Specialfalles, der mit Durchlöcherung des Kernes beginnt, in dem lymphoiden, die Amphibienleber überziehenden Gewebe gedacht. Als Beispiele aus dem Pflanzenreich führt Hertwig unter Beziehung auf Strasburger die beiden oben genannten *(Chara* und *Tradescantia)* auf, endlich giebt er an, dass auch im Protistenreich Vermehrung der Kerne durch Abschnürung vorkommt.

Verworn[2]) endlich behandelt als typisch die amitotischen Theilungen von Amöben, die denjenigen der Leucocyten durchaus ähneln.

Aus diesen Angaben so bekannter Lehrbücher lässt sich der Schluss ziehen, dass der Amitose von der Mehrzahl der Forscher keine sonderliche Bedeutung zugeschrieben wird.

So ist sie denn auch bis in die neueste Zeit sehr stiefmütterlich behandelt worden, nachdem auf die complicirtere und zu theoretischen Folgerungen verlockendere, dabei mehr verbreitete Theilungsform der Mitose die allgemeine Aufmerksamkeit gelenkt worden war. Dieses geschah vornehmlich durch die epoche-

Fol's[1]), denen sich Flemming[2]), van Beneden[3]), Boveri[4]) und viele andere anschlossen.

2.

Da eine ausführliche historische Behandlung des Themas an dieser Stelle zu weit führen würde, beschränke ich mich auf die kurze Angabe einiger Hauptpunkte.

Nachdem zunächst aus verschiedenen Gründen die Vorstellung herrschend gewesen war, dass die Zellkerne sich auf dem Wege directer Theilung allgemein vermehrten (nach dem sog. Remak'schen Schema), gewinnt ungefähr vom Jahre 1880 ab die Mitose mehr und mehr die führende Rolle in den diesbezüglichen Anschauungen.

Zwar konnte in einer Zeit, in welcher der blosse Nachweis des Kernes bei z. Th. hochorganisirten Thallophyten als Resultat ausgedehnter Arbeiten angeführt wurde[5]), über die Verhältnisse, die bei der Theilung dieses Gebildes obwalten, keineswegs etwas Abschliessendes gesagt werden.

Aber während beispielsweise Schmitz im Jahre 1879 der directen Kerntheilung neben der indirecten das Wort redet, indem er niederschreibt: „Während dieser Theilung (es handelt sich um Zellkerne der Siphonocladiaceen) war niemals eine faserige Differenzirung im Innern des Zellkernes, wie solche sonst bei der Kerntheilung so vielfach auftritt, zu erkennen", beginnt — zufällig auf der nächsten Seite desselben Bandes[6]) — der Bericht eines Vortrages von A. v. Hanstein „über die Gestaltungsvorgänge in den Zellkernen bei der Theilung der Zellen", der schon durchaus den

1) Fol, Die erste Entwickelung des Geryonideneies". Jenaische Zeitschr., Bd. VII (1873). — Ders., „Sur le commencement de l'hénogénie". Archives des sciences phys. et naturelles. Genève (1874).

2) Flemming, „Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung" (1882).

3) van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire". Archives de biologie, Vol. IV (1883).

4) Boveri, „Zellenstudien", Jenaische Zeitschr. (1887, 1888, 1890).

5) z. B. von Schmitz, „Untersuchungen über die Structur des Plasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft in Bonn, Bd. 37 (1880), wo ein Satz anfängt: „Wenn somit auch durch die Beobachtungen der letzten Zeit eine immer weitere Verbreitung des Zellkernes in den pflanzlichen Zellen nachgewiesen werden konnte" etc.

6) Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellschaft, Bd. 36 (1879), p. 145. Der genaue Titel ist: „Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens."

Erscheinungen der Mitose gewidmet ist. Und die hier im Anfange ohne jeden Vorbehalt gemachte Angabe, dass die Annahme eines einfachen Zerklüftens der Kernmasse nach vorhergehender Theilung des Kernkörperchens unrichtig sei, die gegen Schluss als Problem aufgeworfene Frage, „ob man wird mehrere Typen von Theilungsvorgängen bestimmt unterscheiden können?“ scheinen darauf hinzuweisen, dass das alte Schema der Kern- und Zelltheilung schnell den Augen der Forscher entschwinden würde.

Thatsächlich sind von hier an Arbeiten, die neue Beiträge zur Kenntniss der Amitose brachten, bis auf die neueste Zeit hinab selten und vereinzelt, während über Verfolg und Ausbau der Mitosenlehre die Arbeiten reihenweise vorliegen.

Vorerst freilich war die Ueberzeugung einer immerhin ziemlich grossen Verbreitung der Amitose mindestens bei niederen Lebewesen noch vorhanden. Das Nebeneinander zweier anscheinend so verschiedener Arten der Kerntheilung führte naturgemäss bald zu einer Discussion darüber, ob es sich hier um die beiden Enden einer durch Zwischenglieder zu verbindenden Entwickelungsreihe handle oder um zwei fundamental von einander verschiedene Processe.

Damals musste die erstere Anschauungsweise zunächst in Betracht kommen, schon weil jeder Forscher früher ein ganz allgemeines Vorkommen der Amitose angenommen hatte. Ruhige Beobachter, wie Schmitz, traten somit auch durchaus hierfür ein. In seiner Arbeit: „Ueber die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne bei Pflanzenzellen“[1]) stellt er eine von den Amitosen bis zu den Mitosen über Zwischenformen (längsstreifige Differenzirungen im Chromatin) fortlaufende Reihe auf. Er schliesst: „Die einzelnen geschilderten Formen der Kerntheilung weisen manche beträchtliche Unterschiede auf. Dennoch aber sind sie, wie mir scheint, durch eine Reihe von Uebergangsformen so enge untereinander verbunden, dass sie nicht als durchaus heterogene Vorgänge betrachtet werden können, sondern nur als Modifikationen eines und desselben Vorganges“.

Aber schon vier Jahre vorher, im Jahre 1876, hatte van Beneden[2]) scharf zwischen eigentlicher Kerntheilung (division nucléaire), die der Mitose entspricht, und einer „fragmentation du

1) Berichte der niederrhein. Gesellsch., Bd. 37 (1880), p. 159.

2) van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles (1876).

noyau", die nichts weiter zu bedeuten habe als die blosse Formveränderung eines Kernes, unterschieden wissen wollen. Ihm schliesst sich 1880 Treub[1]) an, der schon so weit geht, zu sagen: „En tous cas, si même l'on trouve un jour, chez les organismes inférieurs ou bien dans des cas anormaux ou pathologiques, des formes de transition entre la division et la fragmentation, les deux phénomènes typiques n'en resteront pas moins essentiellement différents. Il importe d'insister sur ce point; M. Fr. Schmitz ne semble pas avoir saisi cette différence essentielle."

Mehr als 20 Jahre, die seitdem verflossen sind, haben nicht vermocht, eine einheitliche Auffassung hierüber zu Wege zu bringen. Trotz der theoretischen Gründe, die für eine Entwickelung der Mitose aus der Amitose sprechen — dass die Kernvermehrung gleich mit Mitosen begonnen habe, ist im Grunde so unwahrscheinlich, als dass die ersten Organismen Säugethiere oder Phanerogamen gewesen seien —, sind doch andererseits bis in die letzte Zeit Arbeiten erschienen, in denen die Mitose als ein von der Amitose principiell verschiedener Vorgang aufgefasst wird.

So sagt beispielsweise Hegler in seiner 1901 erschienenen Arbeit über die Cyanophyceenzelle[2]) über diesen Punkt Folgendes: „Aus diesen Resultaten geht hervor, dass Mitose und Fragmentation zwei physiologisch völlig von einander verschiedene Vorgänge sind und dass es auch, wie man zum Theil auf zoologischer Seite glaubt, keinerlei allmählichen Uebergang von einem zum anderen Theilungsmodus geben kann."

Diese Behauptung einer principiellen Verschiedenheit von Mitose und Amitose muss consequenterweise zu einer verschiedenen Werthschätzung beider Vorgänge führen; in diesem Sinne fährt denn auch Hegler fort: „Die Mitose ist somit der einzige Vorgang, durch welchen der Kern unter Erhaltung seiner potentiellen Eigenschaften getheilt wird, denn mit der Fragmentation desselben sehen wir stets und in allen Fällen ohne Ausnahme den Verlust der Regenerationsfähigkeit Hand in Hand gehen."

Auf einige weitere Consepuenzen gehen wir später ein, hier gilt es die Frage zu beantworten, wie das in dem letzten Satze

1) Treub, Notice sur les noyaux des cellules végétales. Archives de Biologie, T. 1 (1880).

2) Hegler, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI (1901).

Heglers formulirte Dogma zu Stande kommen konnte, ein Dogma, welches, wie bekannt, viele Anhänger hat.

Dieses leitet uns zu einigen Betrachtungen theoretischer Art über Mitose und Amitose herüber.

II. Theoretisches.

1.

Das Mitosendogma — man erlaube uns diesen Ausdruck, seine Berechtigung wird sich erweisen — verdankt seine Entstehung zunächst einer unvollständigen Induction.

Da in Bildungsgeweben höherer Pflanzen und Thiere fast ausnahmslos nur die Theilungsform der Mitose zur Beobachtung kam, nahm man an, dass das Gleiche für alle Lebewesen Geltung habe, haben müsse. Dies war irrig, wir werden weiter unten zeigen, dass bei vielen niederen Organismen neuerdings regelmässige amitotische Theilungen beobachtet und beschrieben worden sind.

Zweitens hat man — mit viel mehr Recht — die Mitose in Verbindung gebracht mit einer Ansicht, die durch die gewichtigen Gründe und Stimmen, die sie stützen, fast die Bedeutung einer Thatsache erhalten hat.

Wir meinen die zuerst durch Strasburger und O. Hertwig in Arbeiten der achtziger Jahre genau formulirte Anschauung, dass der Kern der Träger der erblichen Eigenschaften sei.

Die Mitose tritt zu dieser Theorie in ein doppeltes Verhältniss, sie findet Erklärung und wird Beweis.

Enthält der Kern die Erbmasse, so ist bei der Theilung desselben eine möglichst genaue Halbirung vonnöthen. Der Sinn der



werden kann, so entsteht die doppelte Frage: Muss für die Mitose eine andere Erklärung gesucht werden als die bisher angenommene obige? und: können die Erscheinungen der Mitose auch ferner noch als Stütze der Strasburger-Hertwig'schen Theorie gelten?

Die bisherige Erklärung der Mitose kann offenbar bestehen bleiben, wenn sich Gründe dafür geltend machen lassen, dass sie, wenngleich nicht schlechterdings, nicht absolut erforderlich, doch im allgemeinen nützlicher für gewisse — möglicherweise die überwiegende Mehrzahl — Organismen sei als die directe Kerntheilung. Ihre Bedeutung würde damit zu einer zwar relativen, bliebe aber mit dieser Einschränkung bestehen.

Ihre Beweiskraft für die Kernerblichkeitstheorie erlitte unter obiger Voraussetzung ebenfalls eine Beschränkung, jedoch keine völlige Aufhebung. Da die Mitose durchaus nicht der, sondern nur ein Beweis dieser Theorie ist, so wird diese selbst durch unsere Erörterungen nicht weiter berührt.

Ist es nun denkbar, die Gleichung Kernmasse = Erblichkeitsmasse als genügend erwiesen vorausgesetzt[1]), dass eine genaueste (mitotische) Halbirung in einem Falle nothwendiger erscheint als in einem anderen? Dass also die Mitose im Organismenreich so grosse Bedeutung gegenüber der Amitose erlangte, weil sie die bessere, exactere, nicht aber weil sie die einzig brauchbare, die einzig mögliche Theilungsform war?

Wir glauben allerdings, dass dem so ist. Es sprechen von vornherein mindestens zwei verschiedene Gründe dafür, dass bei niederen Organismen keine so minutiös genaue Halbirung der Erblichkeitsmasse nöthig ist als bei höheren. Diese Gründe wollen wir zunächst einer näheren Betrachtung unterziehen.

2.

Man wird nicht annehmen, dass ein Ganzes durch irgend einen Theilungsprocess der Welt mit wirklicher (mathematischer) Genauigkeit halbirt werden könne. Es kann also auch die Mitose nur annähernd gleiche Hälften ergeben. Ist dem aber so, dann besteht zwischen ihr und der Amitose, ein wie grosser auch immer, doch in dieser Beziehung nur quantitativer Unterschied, denn der

1) Zum mindesten ist sie noch nicht widerlegt. Gewisse Bedenklichkeiten erörtert Verworn, Allg. Physiologie (3. Aufl., p. 529—533).

Amitose in lebenskräftigen Zellen geht stets, wie wir sehen werden, eine Halbirung der Nucleolarsubstanz voraus, und somit werden auch bei ihr die beiden Hauptbestandtheile des Kernes, Gerüstwerk und Nucleolarsubstanz, auf die entstehenden Tochterkerne vertheilt. — In letzter Instanz muss ja auch bei der Mitose zu directen Theilungen gegriffen werden: die Chromosomen resp. die Chromatinscheibchen derselben theilen sich doch wohl „direct". Der Beweis aber, dass die letzteren in ihrer Masse absolut homogen seien, ist, wenn überhaupt möglich, so jedenfalls noch nicht geführt. Ja, die Schwierigkeit einer ganz genauen Halbirung würde sogar — in homöopathischer Verdünnung freilich — wieder vorliegen, wenn in jedem einzelnen solchen Scheibchen eine der Karyokinese analoge, möglichst genaue Halbirung je wahrscheinlich zu machen wäre.

Gleich Null kann also der Fehler nicht werden, und Amitose wie Mitose stehen in dieser Hinsicht der Natur der Sache nach auf derselben Leiter, wenngleich auf sehr verschiedenen Stufen.

Ein solcher Fehler kann jedoch praktisch durch seine Kleinheit verschwinden, zunächst für die einzelne Theilung. Zwei Tochterzellen *a* und *b* werden unmerklich verschieden sein hinsichtlich der Erbmassenvertheilung. Nun wiederholen sich aber die Theilungen und mit ihnen die Fehler, und, wie dies nicht anders sein kann, für einen Theil der neuen Zellen im gleichen Sinne. Hierdurch müssen nothwendig im allgemeinen Zellen derselben Pflanze, die durch eine grosse Reihe von Zellgenerationen getrennt sind, einander ungleicher sein als solche, zwischen denen nur wenige Theilungen einzuschalten sind.

Auf die Bedeutung solcher Summirungen kleinster Fehler aufmerksam zu machen, erscheint beinahe unnöthig. Um eine Taschen-

Weit davon entfernt, jedes Räthsel des Grundphänomens aller geschlechtlichen Vorgänge, der Copulation zweier Zellen, gelöst zu haben, können wir doch den von den besten Kennern desselben (Darwin, Spencer, Strasburger, Hertwig u. a.) aufgestellten Satz als wohlbegründet ansehen, den Hertwig[1]) kurz folgendermassen formulirt: „Wenn die geschlechtliche Zeugung eine Vermischung der Eigenschaften zweier Zellen ist, so muss sie Mittelformen liefern.“

Ein Theil des Wesens der Befruchtung beruht also fraglos auf einem Ausgleich, dem Ausgleich individueller Eigenschaften. Individuelle Eigenschaften aber sind Entwickelungsansätze, die bei ungehemmter Weiterentfaltung zu Abnormitäten, sodann zur Degeneration führen würden[2]).

Wir erinnern an den Fall, in dem eine solche Degeneration in Folge fortgesetzter vegetativer Vermehrung, wenn die Copulation künstlich verhindert wird, unweigerlich eintritt, an den Fall der Infusorien[3]).

Nach dem eben Ausgeführten wird man unseren ersten Grund, dass niedere Organismen die gröbere Kernhalbirung durch Amitose eher ertragen könnten als höhere, leicht errathen. Die Befruchtung, der Ausgleich der anwachsenden individuellen Abweichungen der jüngsten Zellen, findet bei ihnen nach einer oft unvergleichlich viel geringeren Anzahl von Theilungen statt wie bei den höheren Lebewesen.

1) „Zelle und Gewebe“ I, p. 255.

2) Wir wollen nicht unerwähnt lassen, dass einzelne Fälle bekannt scheinen, wo die immer fortgesetzte vegetative Vermehrung nie von einer Befruchtung unterbrochen wird. Bei den Bakterien und den Spaltalgen ist es so, soweit wir wissen, und ebenso ist die bei höheren Pflanzen vorhandene rein vegetative Vermehrung durch Absenker, Brutknospen, Ausläufer, Knollen etc. vielleicht unbegrenzt lange möglich, ohne dass je Degeneration eintritt. — Hier aber wie überall darf uns die Mangelhaftigkeit unserer derzeitigen Erkenntniss so geheimnissvoller Vorgänge wie die Befruchtung nicht zur Missachtung von Deutungen verleiten, die sich uns aus dem Gros der Erscheinungen mit zwingender Gewalt aufdrängen, Deutungen, die, wenn auch nicht der Weisheit letzten Schluss, so doch eine Fülle von Gedankenarbeit enthalten, die nie verloren sein kann.

3) Bütschli, „Ueber die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien.“ Abhandl. der Senckenberg. Gesellsch., Bd. X (1876). — R. Hertwig, „Ueber die Conjugation der Infusorien.“ Abhandl. d. bayr. Acad. d. Wissensch., II. Cl., Bd. XVII (1889). — Maupas, Le rajeunissement caryogamique chez les ciliés. Arch. d. Zool. expér. et génér., 2. sér., vol. VII. — Vergl. auch O. Hertwig, Zelle und Gewebe, Bd. I, p. 212.

Eine *Spirogyra* bildet einen Faden von 20, 50, vielleicht 100 Zellen. Tritt Befruchtung ein, so ist jede dieser Zellen zur Copulation befähigt. Das Infusorium *Leucophrys* liefert nach Maupas etwa 300 Generationen durch vegetative Vermehrung, dann tritt in der ganzen Masse der Individuen Conjugation auf. Bei anderen Formen ist es schon nach wenig mehr als hundert Generationen ebenso. Was bedeuten aber diese paar Dutzend Zellgenerationen gegen die Millionen von Theilungen, die in der phanerogamen Pflanze, im hochentwickelten Thier verlaufen, bis endlich Ei und generativer Pollenkern beziehungsweise Spermatozoon zur Copulation, zum Ausgleich aufeinander treffen! Dort ein gröberer Fehler, aber wenig oft wiederholt, hier ein geringerer, aber in desto häufigerer Wiederholung — die Summe muss in beiden Fällen ähnlich gross sein.

Es giebt aber noch einen zweiten Grund dafür, dass die gröbere Theilungsform der Amitose bei niederen Organismen genügen könnte, wenn auch die genauer theilende Mitose für die höheren erforderlich wäre[1]).

Derselbe beruht auf der Thatsache, dass die Zelle eines höheren Organismus bei der Theilung eine ausserordentlich viel grössere Anzahl von Eigenschaften ihren Descendenten zu übermitteln hat als die eines niederen. Die Grösse der Kerne nimmt keineswegs verhältnissmässig mit der Anzahl der Eigenschaften, die sie enthalten, zu. (Die grössten, bis 0,5 mm im Durchmesser haltenden Kerne weisen gewisse Radiolarien auf.) Es muss also die Kernsubstanz bei den höheren Organismen viel differenzirter sein, weil in einer etwa gleichen Menge viel mehr Eigenschaften, in welcher Art und Weise auch immer, vertreten sein müssen. Damit scheint denn auch eine höhere Nothwendigkeit möglichst genauer Theilung für diese Fälle erforderlich.

Man denke sich beispielsweise 100 Glasperlen, je 25 rothe, blaue, weisse, grüne, gut durchgeschüttelt und dann den Haufen direct mit einem Stabe in zwei Hälften getheilt, so werden voraussichtlich in jeder derselben alle vier Perlensorten vertreten sein. Denken wir uns aber in den 100 Perlen fünfzig Farb- oder Formnüancen vertreten, sodass immer nur zwei Perlen der gleichen Sorte

1) Um mehr als die Möglichkeit handelt es sich zunächst hierbei nicht. Im übrigen wolle man bedenken, dass die Angaben über regelmässiges Vorkommen von Amitosen bei niederen Organismen sich stetig mehren, sodass die obigen Ausführungen doch auch des reellen Hintergrundes nicht ermangeln dürften (vergl. d. nächst. Abschn.).

angehörten. Dann wird eine so einfache Theilung zu zwei qualitativ durchaus ungleichartigen Hälften führen, wie ohne Weiteres klar ist. Hier müsste vielmehr, um gleiche Hälften zu liefern, ein Sonderungsprocess bei der Theilung mitwirken.

Um unser Gleichniss auf die Zelle beziehungsweise den Zellkern anzuwenden, hätten wir natürlich zuerst mit einem — grossen — Factor zu multipliciren.

Dass im übrigen wirklich jeder Zelle die Gesammtsumme der Eigenschaften des ganzen Organismus im Theilungsprocess übertragen wird, ist ja sicher. Wäre es anders, so wäre jede Erhaltung der Species ein Unding, denn nicht erst die Nachkommen, sondern jeder vielzellige Organismus würde ausarten. Es bedarf also für den Satz kaum der vorhandenen Thatsachenbeweise, dass unter günstigen Umständen jeder Zellcomplex das Ganze regeneriren kann [1]).

3.

Wenn solche Betrachtungen zunächst vom rein theoretischen Standpunkt aus das Vorurtheil gegen die Amitose, wie es sich etwa in dem Satze vom Rath's ausspricht, der eine Zelle mit der ersten amitotischen Theilung ihr Todesurtheil unterzeichnen lässt, zu erschüttern geeignet erscheinen, so erhalten sie doch eine reellere Bedeutung erst durch Erfahrungen, die über ein regelmässiges Vorkommen nicht mitotischer Theilungen bei gewissen Organismen gemacht sind.

Solche Erfahrungen liegen für verschiedene Pilze und Algen, vornehmlich aber für Protozoen vor. Das Studium der Einzelligen, das schon so viele Dienste zur Erkenntniss grundlegender Lebenserscheinungen geleistet hat, scheint mit in erster Linie berufen, auch in dieser Frage viel zur Klärung beizutragen. Und so wird über den verhältnissmässigen Werth der Mitose und den der vielleicht sehr verschiedenartigen Formen der Kerntheilung, die derzeit meist noch als Amitose zusammengefasst werden, erst dereinst auf Grund einer umfassenden Kenntniss der Kerntheilungen

---

1) Es ist interessant, dass schon Goethe aus dieser Thatsache die Möglichkeit ableitete, dass nicht nur jeder Knoten, sondern die Pflanze „überall" (hier fehlt der Begriff der Zelle) neue Individuen ihrer Art potentia erzeugen könne. — Zur Sache vergl. Hertwig: Zelle und Gewebe I, p. 277 f., ferner de Vries, Intracellulare Pangenesis u. a. m.

bei den Einzelligen (die ja auch Organismen sind, die ihre Art zu wahren haben [1]), definitiv geurtheilt werden können.

Augenblicklich muss uns genügen, dass Fälle von regelmässig vorkommenden nicht mitotischen Theilungen im Entwickelungsvorgange niederer Organismen nicht selten sind. O. Hertwig erwähnt [2]) den von seinem Bruder bei *Thalassicolla* entdeckten, sehr interessanten Theilungsprocess des riesigen 0,5 mm im Durchmesser haltenden Kernes, den er endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung nennt und der in durchaus fremdartiger Weise, durch Theilung des Nucleolus, Auswanderung der Brocken ins Plasma und Neubildung von Kernen, um deren jeden sich eine Zelle abgrenzt — ihre schliessliche Zahl wird auf Hunderttausende angegeben — verläuft. Jede dieser Zellen fungirt dann als Schwärmspore, dient also direct der Vermehrung der Art.

Auf die sehr zahlreichen bereits bekannt gewordenen amitotischen Kerntheilungsvorgänge anderer Protozoen, z. B. der Coccidien einzugehen verbietet uns der Raummangel. Man vergleiche hierüber besonders Schaudinn's [3]) Untersuchungen. Wir führen nur die Worte Verworn's (Physiologie, 3. Aufl., p. 204) darüber an: „Bei den einzelligen Organismen verläuft der Modus der Kernvermehrung nicht immer genau nach dem gewöhnlichen Schema der mitotischen oder amitotischen [4]) Kerntheilung. Es

1) Ernst Häckel hat irgendwo den Satz ausgesprochen, dass der Formenreichthum einzelner Gruppen am grössten bei den Einzelligen sei. Da dies auch von solchen gilt, die unter sehr gleichartigen Bedingungen leben (man denke an die fünfthalbtausend Arten der Radiolarien, die Häckel in dem Werk über die Challenger-Expedition beschrieben), so liegt etwas höchst Auffälliges darin. Nur als Vermuthung möchte ich die Möglichkeit anregen, dass hier amitotische Theilungen hereinspielen. Falls auch bei den Radiolarien Mitose das gewöhnliche wäre, so müsste doch — da sie nahe der unteren Grenze aller Organismen stehen — bei ihren Vorfahren die Amitose sehr verbreitet gewesen sein. Da aber diese die Eigenschaften der Art zweifellos ungenauer überträgt als die Mitose, so dürfte der sich entwickelnde Formenreichthum wenigstens mit aus diesem Grunde ein so grosser geworden sein. Wir verweisen auf unseren Text oben, wo das Beispiel von *Thalassicolla* nach R. Hertwig erwähnt ist mit der sehr merkwürdigen nicht mitotischen Theilungsart seines Kernes. *Thalassicolla* ist ein Radiolar.

2) Zelle und Gewebe I, p. 170.

3) Schaudinn, „Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien". Zool. Jahrbücher, Bd. XIII (1900).

4) Auch hier tritt der Uebelstand hervor, dass man derzeit noch der speciellen Mitose den gesammten Reichthum nichtmitotischer Theilungen ungegliedert entgegenstellen muss resp. das bereits Unterschiedene noch nicht zu benennen und unterzubringen weiss. Darüber später noch einiges.

finden sich hier, wie namentlich durch die sorgfältigen Untersuchungen von Schaudinn nachgewiesen wurde, eine ganze Reihe von verschiedenartigen und gänzlich abweichenden Kerntheilungsmodis, die . . . . deutlich zeigen, dass in jener primitiven Gruppe von Organismen, aus denen sich erst die Metazoen später entwickelt haben, die Kerntheilungsverhältnisse noch nicht so einseitig consolidirt sind, wie bei den Ei- und Gewebezellen der Metazoen."

Es liegt ferner die Möglichkeit auch für niedere Pflanzen vor, dass Amitosen — das Wort Amitose heisst Nichtmitose, kann also bis auf weiteres noch allgemein gebraucht werden — und eventuell auch Uebergangsformen zur Mitose in weiterem Umfange bei ihnen verbreitet sind.

Freilich sind hier unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft und die Angaben werden oft bei Pilzen und niederen Algen einander widersprechend, was bei den sich einstellenden Schwierigkeiten sowohl der Präparation als auch der Beobachtung sehr erklärlich ist.

Zimmermann[1]) macht eine ganze Reihe von Fällen namhaft, in denen theils Amitose, theils Zwischenformen beschrieben worden sind. Wir führen einige an.

Bei Saccharomyceten beobachtete Möller[2]) eine Streckung, sodann Hantelform des Kernes, wobei der verbindende Faden endlich zerreisst. Freilich behauptete Janssens[3]), die Kerntheilungen fänden hier mitotisch statt. Buscalioni wiederum veröffentlichte 1892 eine Arbeit über den Hefekern unter dem Titel: „Sulla framentazione nucleare seguita della divisione della cellula".

Bei verschiedenen Oomyceten wurden Theilungen beschrieben, die amitotischen ähnlich oder gleich waren, bisweilen aber treten dabei fibrilläre Strukturen im Kern auf, was als Annäherung zur Mitose gelten könnte. Auch diese Beobachtungen sind meist nicht unbestritten und erneuter Prüfung bedürftig.

Davis[4]) hat bei *Batrachospermum* häufig Amitose in dem Kern des ins *Trichogyn* eingedrungenen Spermatiums sowie in dem des *Trichogyns* selber constatirt.

---

1) Zimmermann, „Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes". Jena (1896).

2) Möller, Ueber den Zellkern und die Sporen der Hefe (Centralbl. f. Bakt., Bd. 12 (1892); — Neue Unters. üb. d. Zellkern u. d. Sporen d. Hefen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1893).

3) Janssens, Beiträge zu der Frage üb. den Kern d. Hefezelle (Centralbl. f. Bakt., Bd. 13 (1893).

4) Davis, The fertilisation of Batrachospermum. Annals of Botany, Bd. 10 (1896).

Bei *Valonia* hat seiner Zeit Schmitz[1]), dann neuerdings Fairchild[2]), wie es scheint, mit Sicherheit Amitosen neben mitotisch sich theilenden Kernen nachgewiesen. Bei anderen Siphoneen sind die Angaben wieder mehr oder minder problematisch.

Ueber viele niedere Pflanzen fehlen genaue Feststellungen noch ganz, bei anderen, wie den Cyanophyceen und Bakterien besteht völlige Differenz der Anschauungen. Ueberall fast harren die Erfahrungen der Nach- und Neuuntersuchung.

Mindestens müssen uns die bereits vorliegenden Andeutungen auf die Möglichkeit vorbereiten, dass die Kerntheilungsvorgänge bei den niederen Pflanzen weniger schematisch sich abspielen wie bei den höheren.

Die Mitose, wohl zweifelsohne die dem Ideale einer genauen Theilung am nächsten stehende Form, kann ebendeshalb ja auch schon bei sehr niederen Organismen vorkommen, und es scheint auch wirklich. Strasburger[3]) giebt sie z. B. für den Myxomyceten *Trichia fallax* an. Aber damit ist natürlich nicht gesagt, dass nicht in anderen Klassen, vielleicht gar in einzelnen Familien oder Gattungen sich andere Modi bewährt und herausgebildet hätten.

4.

Auch einige Consequenzen der Anschauung von der unbedingten und alleinigen Brauchbarkeit der Mitose, um neue mit allen Attributen der Art ausgerüstete Kerne zu erhalten, sind schliesslich geeignet, zu zeigen, dass man mit dieser Ansicht zu weit gegangen ist.

Diese Consequenzen sind nun freilich nicht stets ausgesprochen worden. Hegler in seiner letzten Arbeit[4]) hat einige gezogen, nachdem er sich durch eine Specialuntersuchung[5]), deren Resultate

---

1) Schmitz, „Unters. über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne in Pflanzenzellen." Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch., Bd. 37 (1880).

2) Fairchild, „Ein Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung bei *Valonia utricularis*." Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1894.

3) Strasburger, „Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien bei *Trichia fallax*." Botan. Zeitung (1884). — Ders.: „Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen." Biol. Centralbl. (1894).

4) Hegler, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI (1901).

5) Sie ist, wie es scheint, nicht im Druck erschienen. Wenigstens thut Karsten ihrer (im Necrolog für Hegler, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., letztes Heft vom 10. März 1902) keine Erwähnung.

er mittheilt, davon überzeugt hatte, dass Amitose nur in Dauerzellen vor sich gehe und stets den Verlust weiterer Entwicklungsfähigkeit der Zelle bedinge, dagegen die Mitose der einzige Vorgang sei, durch welchen der Kern unter Erhaltung seiner potentiellen Eigenschaften getheilt werde.

Danach kann nun erstens, wie Hegler constatirt, Amitose nie bei einzelligen Organismen vorkommen. Wir haben schon gesehen, dass dieser Satz irrig ist. Verworn führt sogar ausdrücklich als Paradigma der Amitose eine Einzellige (Amoebe) an (Physiologie p. 201 der 3. Auflage.)

Zwei weitere sich aus dem Mitosendogma ergebende Folgerungen theile ich in Hegler's eigenen Worten mit: „Dann ist es aber auch eine weitere sich ganz von selbst ergebende logische Forderung, dass überall . . . der Theilungsvorgang . . . durch die Veränderungen und Evolutionen, welche der Zellkern in der Mitose ausführt, vor sich gehe; und dieses hat zur Voraussetzung, dass stets und überall ein besonderer Zellkern ausgegliedert sei“ [1]).

Von der ersten dieser beiden Folgerungen wissen wir heute, dass sie so allgemein ausgesprochen unrichtig ist. Die zweite hat Hegler verleitet, auf jeden Fall Kerne in den Cyanophyceen finden zu wollen. Er giebt selbst an, „nicht unvoreingenommen an die Untersuchung herangetreten“ zu sein. Ob das, was er gefunden, der Zellkern ist, muss vorerst dahingestellt bleiben, nach Zacharias ist es unwahrscheinlich, in keinem Falle gewiss.

Die Frage nach den Zellkernen der Bakterien gar möchte man am liebsten ganz auf sich beruhen lassen: es ist weder erfreulich noch auch zur Zeit erspriesslich, sich in den Wirrwarr der einander widersprechenden Untersuchungen und Anschauungen zu begeben. Die meisten Botaniker, darunter Migula, A. Fischer und viele andere treten derzeit für die Kernlosigkeit der Bakterien ein, die freilich mit der Lehre von einer alleinseligmachenden Mitose absolut unverträglich ist. Denn ist nicht einmal ein Kern überall vonnöthen, so ist es die Mitose noch weniger.

---

1) Die letzte Folgerung ist übrigens alt. v. Hanstein zieht sie schon in dem oben erwähnten Vortrage (Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch.) vom Jahre 1879. Der betr. Satz enthält ausserdem eine frühe Andeutung der Strasburger-Hertwig'schen Kernerblichkeitstheorie. Er lautet: „Wenn man aber im Zellkern hiernach den Träger sehr wichtiger, kaum entbehrlicher Functionen, etwa gar einen wesentlichen Erbschaftsvollstrecker zwischen Zellgenerationen anerkennen wollte, was thäten dann die kernlosen Zellen? Antwort dürfte sein: sie hören auf zu existiren.“

Als eine vierte, nicht wohl abzuweisende Consequenz liesse sich noch die schon vorher erwähnte ziehen, dass die ersten Zellkerne, die auf der Erde entstanden, gleich mit der Fähigkeit zu einem so ungemein complicirten Vorgange wie die Mitose hätten begabt sein müssen, eine Folgerung, die doch wohl leichter auszusprechen als auszudenken ist.

5.

Es stehen nach dem Bishergesagten dem Mitosendogma vier Gründe entgegen, zwei thatsächliche Erscheinungsgruppen und zwei der Ueberlegung entspringende. Wir recapituliren sie kurz.

Der erste Grund ist die Existenz kernloser Organismen, die bis auf weiteres anzunehmen ist.

Der zweite ist die Kenntniss von Organismen, die ihre Kerne sämmtlich oder zum Theil amitotisch vermehren. Solche Organismen sind bekannt aus den Klassen der Protozoen, der Algen und der Pilze.

Zum dritten besteht die einer Unmöglichkeit gleichzusetzende Unwahrscheinlichkeit, dass die ersten Organismen des Erdballes, die Kerne besassen, dieselben mitotisch getheilt hätten. Lieferte aber irgendwann die Amitose entwicklungsfähige Producte, so ist die allgemeine Möglichkeit hierfür zugestanden.

Viertens endlich glauben wir gezeigt zu haben, dass das Vorurtheil gegen die Amitose auch theoretisch nicht begründet ist, da von einer absolut gleichen Theilung nirgend die Rede sein kann und es ferner wahrscheinlich ist, dass mindestens niedere Organismen einen nicht mit höchster Genauigkeit arbeitenden Theilungsmechanismus ohne Schädigung ihrer relativen Artconstanz benutzen können.

Alle diese Gründe und Erwägungen laufen auf dasselbe hinaus, sie machen wahrscheinlich, dass amitotische Kerntheilungsvorgänge verbreiteter und von höherer Bedeutung sein können, als es bisher von der Mehrzahl der Forscher zugestanden wurde.

III. Ueberleitung zur Experimentaluntersuchung.

Zur Aufklärung des Wesens und der Bedeutung der Amitose bietet sich neben der directen Beobachtung ihres Vorkommens sowie der theoretischen Speculation ein dritter wichtiger Weg, der des Experimentes.

Freilich ist die Durchbrechung des Mitosendogmas auf diesem Wege auf zoologischem wie auf botanischem Gebiete erst in geringem Umfange versucht worden und hat die unzweideutigsten Resultate bisher auf dem Gebiete der niederen Organismen ergeben. Wir führen die Daten, soweit sie uns zugänglich gewesen, kurz an.

Bekannt ist Verworn's Regenerationsversuch an *Stentor*[1]), bei dem mit dem Scalpell eine gewiss so directe Kerntheilung wie möglich vorgenommen wurde und der also in gewissem Sinne hierher gehört. Denn trotz und nach diesem energischen Eingriff regenerirte jede Hälfte des Infusors den ihr fehlenden Theil, es zeigte sich also, dass ein beliebiges Kernstück, sofern es nur Nucleolar- und Gerüstsubstanz noch besass, die gesammten Eigenschaften der Art in sich barg.

Was mehrzellige Lebewesen angeht, so ist zunächst mehrfach behauptet worden, dass man in dem nach Veränderungen sich bildenden sog. Wundgewebe mindestens im Anfang Amitosen beobachten könne. Für die Larve des Frosches haben dies Balbiani und Henneguy[2]), für Pflanzen Massart[3]) angegeben. Freilich ist beiden Angaben zum Theil widersprochen worden.

Ferner sind Temperaturerniedrigungen benutzt worden, um experimentell Amitosen zu erzeugen. Gerassimow[4]) hat die mitotische Theilung bei *Spirogyra* durch im Beginn derselben einwirkende Abkühlung rückgängig gemacht und darauffolgende Amitosen beobachtet.

Nathansohn, der in seiner gleich zu besprechenden Arbeit über Wiederholung dieser Versuche berichtet, giebt an, dass sie unter Umständen zwar gut gelingen, dass sich aber diese Umstände nicht näher präcisiren lassen. Bisweilen sei *Spirogyra (orbicularis)* so zur Amitose geneigt, dass die blosse nächtliche Vorabkühlung — die den Zweck hat, die regulär Nachts eintretende Kerntheilung auf die bequemer liegenden Morgenstunden zu verschieben — genüge, dieselbe in einem Theil der Zellen hervorzurufen. Ja unter

1) Verworn, Allg. Physiologie, 3. Aufl., p. 64, 309, 570.

2) Balbiani u. Henneguy, Comptes rend., Bd. CXXIII (1896).

3) Massart, „La cicatrisation chez les végétaux.“ Extr. des Mém. couronnés publ. par l'Académie de Belgique, T. 57 (1898).

4) Gerassimow, „Die kernlosen Zellen der Conjugaten.“ Bull. de la Société impériale des Natural. Moskau (1892).

Umständen scheint nach Nathansohn Amitose bei *Spirogyra* ganz spontan vorzukommen.

Nathansohn[1]) nun gelang es auch, einer Anregung von Pfeffer folgend, bei *Spirogyra* besonders, dann auch öfters bei einer Desmidiacee *(Closterium)* Amitosen experimentell zu erzeugen, durch Anwendung verdünnter Aetherlösung.

Nathansohn beschreibt die Erscheinungen als typische Amitosen. Sie beginnen mit einer Volumvergrösserung des Kernes, dann streckt sich der Nucleolus quer zur Längsaxe und schnürt sich durch. Die beiden Theilstücke ordnen sich so an, dass die Theilungsebene der Zelle — angedeutet durch die hier wie sonst bei *Spirogyra* sich ringförmig von der Seitenwand her vorbauende neue Zellwand — zwischen ihnen hindurch geht. Jetzt schnürt sich der Kern einfach durch, die Theilstücke bleiben bis zur völligen Trennung eng beieinander liegen, sodann weichen sie auseinander und die Zellwand grenzt nunmehr zwei Zellen ab, in deren jeder ein amitotisch entstandener Kern sich befindet, der dasselbe Spiel wiederholen kann.

Durch späteres Rückversetzen in normale Verhältnisse treten dann in denselben Kernen, die sich zuvor amitotisch getheilt, wieder Mitosen auf.

Noch ist zu bemerken, dass auch bei vorsichtigster Anwendung des Aethers schliesslich die Zellen stark beeinträchtigt wurden, besonders scheint schon früh das Wachsthum zu leiden, sodass sie erheblich kürzer bleiben als normale Zellen der gleichen Species. Auch werden die Kerntheilungen selbst allmählich unsicher, so kommt es bei längerer Ausdehnung der Versuche oft zu kernlosen Zellen, indem sich Scheidewände bilden ohne vorhergegangene Kerntheilung.

Genauere Details betreffend verweisen wir auf die Arbeit selbst und gehen auch auf die Versuche Nathansohn's mit *Closterium* an dieser Stelle nicht näher ein. Hier wollen wir vielmehr nur noch erwähnen, dass Nathanson's Bemühungen, im embryonalen Gewebe höherer Pflanzen (Vegetationspunkte der Wurzeln von *Vicia*, *Phaseolus*, *Lupinus*, *Phalaris*, *Marsilia*) Amitosen zu erzeugen, resultatlos verliefen. Weder durch Abkühlung noch durch Aether liess sich ein Erfolg erzielen. Nur an Staubfadenhaaren von *Tra-*

---

1) Nathansohn, „Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung." Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 35 (1900).

descantia virginica gelang es, wenigstens den Beginn amitotischer Kerntheilungen vermittelst Aether zu erhalten. Ob eine Zelltheilung je eintritt, muss Nathansohn unentschieden lassen, obgleich er Bilder gesehen hat, die es ihm wahrscheinlich machen.

Aber aus mehreren Ursachen sind diese letzteren Versuche für höhere Pflanzen wenig beweisend, wie denn auch Nathansohn keine weiteren Folgerungen aus ihnen zieht. Einmal sind die Zellen, um die es sich handelt, keineswegs als embryonal zu bezeichnen, sie sind vielmehr dem Dauerzustande nahe und bei solchen Zellen sind Amitosen gerade auch für *Tradescantia*[1]) — die vielleicht besonders dazu neigt — bereits bekannt. Zweitens kommen auch wirklich, wie Nathansohn selbst angiebt, in den Haaren von *Tradescantia* Amitosen spontan vor, nämlich in den basalen, also ältesten Zellen derselben.

Nun ist aber sicher, dass der Versuch der Erzeugung von Amitosen gerade im embryonalen Gewebe höherer Pflanzen der Mühe lohnt.

Erstens, weil er hier wirklich ein Novum darstellt[2]), während bei *Spirogyra* wenigstens ab und zu Amitose spontan vorzukommen scheint. Dann, weil das Vorurtheil gegen die Amitose auch nicht mehr in der Einschränkung auf höhere Pflanzen würde aufrecht erhalten werden können, falls sie sich hier erzeugen liesse, ohne dass die betr. Zelle ihre Entwicklungsfähigkeit, vor allen Dingen das Vermögen erneuter mitotischer Theilung verlöre.

Endlich bot hier die Frage der Zellwandbildung nach etwa erzwungener Amitose einen ganz neuen Punkt von nicht geringem Interesse, der bei *Spirogyra* gar nicht in Frage kommt. Erfolgt doch bei den höheren Pflanzen die Anlage der Zellwand normalerweise in engem Anschluss an die mitotische Kerntheilung, indem die Membran aus dem Verbindungsschlauch heraus in bekannter Weise erzeugt wird. Fand nun dementsprechend, wenn Spindelfasern gar nicht in Frage kamen, überhaupt keine Membranbildung statt, sodass mehrkernige Zellen entstanden? Oder wenn nicht, in welcher Weise

---

1) In den Internodien der Stengel, wie bekannt.

2) Die Behauptung Lavdovsky's („Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen." Anat. Hefte, Bd. 4 [1894]), dass es Wurzeln von *Vicia* mit directen Kerntheilungen gäbe, darf man wohl bis zu etwaiger weiterer Bestätigung ignoriren. Unter den Tausenden von Zelltheilungen, die ich gerade bei *Vicia* gesehen, habe ich nie eine spontan auftretende Amitose gefunden.

erfolgte dann ihre Anlage und Ausbildung? Geschah es etwa nach dem für *Spirogyra*, *Cladophora*, Cyanophyceen bekannten Modus oder noch anders?

Gegen den Reiz, eine Lösung dieser und vielleicht noch anderer sich darbietender Probleme zu versuchen, konnten weder die bisherigen Misserfolge bei höheren Pflanzen noch auch gewisse Schwierigkeiten, einen Theil der Resultate einwandfrei zu gestalten, als Hindernisse in Betracht kommen.

Diese Schwierigkeiten beruhen darin, dass bei einem dreidimensional ausgedehnten Gewebe, wie es beispielsweise ein Wurzelvegetationspunkt darstellt, nur nach fixirten und geschnittenen Präparaten geurtheilt werden kann: eine Lebendbeobachtung erscheint ausgeschlossen. Lässt sich nun zwar derart die Amitose selbst durch eine genügende Anzahl von Beobachtungen sicherstellen, so erscheint andrerseits der Nachweis, ob in solchen Geweben später von amitotisch getheilten Kernen wieder Mitosen geliefert werden, a priori unmöglich zu sein. Wir werden jedoch zu zeigen versuchen, dass es sich nicht so verhält, dass sogar 3 Wege möglich erscheinen, den fraglichen Beweis, theils indirect zwar, aber zwingend zu führen. Freilich werden wir erkennen, dass es dabei meist auf die Verwirklichung specieller Bedingungen ankommt.

IV. Experimentelles.

1.

Ueber Object und Untersuchungsmethode möchte ich einige Worte vorausschicken.

Als typisches embryonales Gewebe einer Phanerogame, das sich stets beschaffen und gut handhaben lässt, wurde für die Ver-

übergeführt. Geschnitten wurde fast durchweg in einer Dicke von 5 μ, gefärbt theils nach Flemming's Dreifarbverfahren, theils mit wässr. Methylblau und nachfolgendem Fuchsin (in 50 % Alkohol), darauf Differenziren in schwach salzsaurem Alkohol, Abspülen mit Xylol und Ueberführen in Balsam. Die Kernbestandtheile erscheinen dann schön roth, das Plasma himmelblau. Der Vortheil dieser Färbung ist, dass sie sich sehr schnell ausführen lässt.

2.

Meine erste Absicht war darauf gerichtet, irgend eine Methode zunächst zu finden, die mit Sicherheit Amitosen in den jungen Wurzelzellen hervorriefe, und das Verhalten von Kern und Cytoplasma bei diesem Vorgange zu studiren.

Eine von diesen Absichten zunächst zu trennende weitere Frage ist, ob und welche verschiedenartigen Wege zur Erreichung dieses Zieles beschreitbar sein würden. Hierüber definitiv zu entscheiden und die Resultate zum eingehenden theoretischen Studium der Amitose von dieser Seite her zu verwerthen, ist eine neue, zu ihrer Verwirklichung viel Zeit brauchende Aufgabe. Die ganze Fülle chemischer, thermischer, elektrischer, mechanischer und anderer scheinbar ganz fernliegender Reize[1]) muss in mannigfacher Variirung zur Anwendung gelangen, wenn man sie lösen will.

Hierum handelte es sich vorläufig nicht und meine bisherigen wenigen Erfahrungen dieser Art will ich gegen Schluss gegenwärtiger Arbeit gesondert besprechen.

Zunächst soll hier über diejenige Gruppe von Versuchen berichtet werden, die mir die ersten gewünschten Resultate lieferte und die ich in Folge dessen zunächst bevorzugt habe. Es sind das die Einwirkungen des Chlorals.

---

1) An wie unerwarteten Punkten sich hier Anknüpfungsmöglichkeiten darbieten können, ergiebt sich aus der Arbeit von Juel, „Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV [1900]). Bei der Untersuchung der Pollenbildung von *Syringa rothomagensis*, eines Bastardes von *Syringa vulgaris* und *Syringa persica*, fand dieser Forscher Amitosen und Uebergangsformen zur Mitose sowohl in den Pollenmutterzellen als bei der Tetradentheilung, während bei den Stammarten — allerdings wurde nur *S. vulgaris* untersucht — nichts derartiges stattfand. Ob hier eine chemische Veränderung oder ein noch dunklerer Grund die Amitosen hervorrief, dürfte derzeit unmöglich zu beantworten sein. Freilich liegt hier nahe, an eine geschwächte Lebensthätigkeit als Ursache zu denken.

3.

Es war eine blosse, aber nicht unwahrscheinliche Vermuthung, dass die Aetherwirkung, die Nathansohn bei *Spirogyra* zu Resultaten förderte, vielleicht lediglich eine Narcosewirkung gewesen sei.

War dem so, dann mussten auch andere — vielleicht alle — Narcotica, die sich auch für die Pflanzenzelle als solche erweisen, zu gleichen Resultaten führen. Da nun unter diesen das Chloralhydrat sich besonders aus dem Grunde empfiehlt, dass die Concentration seiner Lösung viel leichter unverändert zu erhalten ist, als das bei dem flüchtigen Aether der Fall ist, bediente ich mich meist dieses Mittels.

Es wurde in reinem Leitungswasser gelöst angewendet. 0,1 %; 0,25 %; 0,33 %; 0,5 %; 0,6 %; 0,75 % und 1 % sind die seither von mir benutzten Concentrationsgrade. Da in der gleich zu beschreibenden Art der Application bereits die 0,75proc. Lösung Störungen, wenngleich vorübergehende, zu erzeugen schien, lag vorläufig kein Grund vor, höher hinauf zu gehen, umsomehr als bei auch nur einmaliger Wirkung sämmtliche Concentrationsgrade von 0,33 % an mit Sicherheit Amitosen hervorzurufen imstande waren.

Nicht ganz leicht war es, eine geeignete Dauer der Wirkung zu treffen. Die ersten Versuche, bei denen zur Zeit lebhafter Zelltheilung (bei *Vicia* die späteren Vormittagstunden) Chloraleinwirkung von einer halben bis zu vier Stunden mit sofort nachfolgender Fixirung statthatte, zeigten zwar deutliche Beeinflussungen verschiedener Art, aber keine Amitosen[1]).

Diese hervorzubringen gelang vielmehr nach mancherlei Variirung erst, als die ungefähr eine Stunde am Vormittage (meist zwischen 10 und 12 Uhr) in Chloral gewesenen Wurzeln längere Zeit, mindestens mehrere Stunden nach sorgfältigem Ausziehenlassen der Chlorallösung — eine bis zwei Stunden in fliessendem oder öfters gewechseltem Leitungswasser — sich selbst überlassen blieben, sei es in reinem Wasser, in dampfgesättigtem Raume oder nach Zurückbringen in ihre Sägespäne. Letzteres geschah bei den späteren Versuchen stets.

---

1) Da es zunächst nur auf das Resultat, die erzielte Amitose selbst, ankommt, [illegible] ich vorläufig weder auf alle Modificationen der Versuche noch auf die ziemlich [illegible]en vergeblichen, im Anfang der Arbeit angestellten Experimente ausführlich ein. [illegible]öthig erscheinen sollte, werde ich bei Besprechung der Einzelerscheinungen besonders die experimentellen Angaben machen.

Dergestalt erhielt ich die ersten unzweifelhaften Amitosen (Versuch Nr. 23 meiner Aufzeichnungen) an einer Wurzel, die von 10 30 — 11 30 Vormittags in 0,5proc. Chloralhydrat gewesen war, dann bis 1 Uhr in gewechseltem Wasser, endlich im dampfgesättigten Raume bis zum anderen Tage 11 30 Vormittags, wo ihre Fixirung erfolgte.

4.

Das erste Kennzeichen, dass ein Kern sich zur amitotischen Theilung anschickt, besteht in einer Verdoppelung des Nucleolus. Dieses Phänomen tritt so schnell ein und zeigt so grosse Neigung zu sofortiger Wiederholung, dass man zu der Ansicht gedrängt wird, der Nucleolus befinde sich mindestens in der kritischen Periode der herannahenden Theilung in einem gleichsam labilen Zustande. Wie bei manchen reifen Früchten das Zellgewebe, so scheint hier das Micellargefüge einen geringeren Zusammenhalt aufzuweisen resp. es wird durch das Narcoticum ein solcher Zustand begünstigt.

Man sieht an vielen der beigegebenen Figuren diesen Vorgang und constatirt dabei, dass es sich um einen typisch verlaufenden Process handelt, der Nucleolus streckt sich in die Länge, schnürt sich in der Mitte ein und zerfällt so in zwei Tochternucleolen, die sich abrunden und voneinander entfernen. Während der ersten Theilung hat schon häufig eines oder beide Theilstücke denselben Vorgang zu wiederholen begonnen (Fig. 3, 11, 16, 17).

Ab und zu sieht man fast in jeder gerade im Gesichtsfeld befindlichen Zelle Kerne mit zwei Nucleolen, daneben nicht selten solche mit dreien und vieren. Dass aber diese nicht simultan entstehen, beweisen die zahlreich vorhandenen Uebergangsstadien. Erst in einem einzigen Falle ist mir eine anfängliche Theilung des Nucleolus in 3 Portionen vorgekommen. (Vergl. Fig. 8, die Zelle rechts oben.)

Die Erscheinung tritt schon nach einer nur halbstündigen Chloraleinwirkung und gleich folgender Fixirung massenhaft auf, während die Kerne in diesem Fall noch unverändert erscheinen, abgesehen von nicht seltenen amöboiden Verziehungen.

Einem jeden ist das gelegentliche Vorkommen von zwei Nucleolen in Kernen besonders von älteren, doch auch von jungen Zellen bekannt. Vielleicht ist es auf gewisse chemische Umstimmungen der Zelle zurückzuführen und für gewöhnlich ohne

weitere Bedeutung. Allenfalls könnten langgestreckte Kerne davon Vortheil ziehen, falls nämlich der Nucleolus für die Functionstüchtigkeit des Kernes von gleicher oder ähnlicher Bedeutung wäre, wie der Kern selbst für die Zelle. Bei dem Mangel dahingehender Untersuchungen ist es müssig, sich Vermuthungen darüber hinzugeben. Jedenfalls aber spricht in unserem Falle die Regelmässigkeit, mit der bei der Amitose zuerst der Nucleolus halbirt wird, dafür, dass er mehr ist als ein blosses grösseres Chromatinkorn, dass er ein Organ des Kernes darstellt.

Ehe wir diesen Punkt verlassen, möchte ich eine der gemachten Zählungen anführen, wobei ich absichtlich einen nicht extremen Fall auswähle, welcher ein zwar frappanteres, aber dem bisherigen Durchschnitt nicht entsprechendes Resultat ergeben würde.

In dem zu erwähnenden Falle wurden im ganzen 295 Kerne, die aus je 6 verschiedenen Schnitten zweier Wurzeln stammten, gezählt. Um jedes Aussuchen zu vermeiden, wählte ich je ein Gesichtsfeld aus der Spitzenpartie des 2., 6., 10., 14., 18. und 22. Schnittes der beiden Präparate. Die eine Wurzel war normal, die andere von 10^{30}—11^{30} Vorm. in 0,5 % Chloralhydrat, sodann bis 1 Uhr in Wasser gewesen und danach sogleich fixirt worden. Bei der Normalwurzel hatte die Fixirung schon 2 Stunden vorher stattgehabt. Weiterbehandlung beider absolut gleich.

Die Zählung ergab für die Normalwurzel 87,3 % der Kerne mit einem, 12,7 % derselben mit Doppelnucleolus. Die chloralisirte Spitze zeigte nur noch bei 74,1 % einen, bei 25,9 % der Kerne dagegen zwei Nucleolen. Die Anzahl dieser letzteren Kerne hatte sich also mehr als verdoppelt, sie war von einem Achtel der Gesammtzahl zu mehr als einem Viertel derselben aufgerückt.

5.

Da der Kern bei dem amitotischen Theilungsprocess keine sichtbare andere Structur annimmt, als sie der ruhende besass, so ist mit der soeben geschilderten Theilung des Nucleolus schon die halbe Amitose vollzogen. Nunmehr folgt auch der Gerüsttheil nach. Der Kern, der inzwischen etwas gestreckte Form angenommen hat, schnürt sich ungefähr senkrecht zu seiner Längsaxe, die zugleich etwa der Verbindungslinie der beiden Nucleolen entspricht, durch. Die entstehenden Theilstücke sind meist gleich gross, wie auch die Abbildungen (Fig. 1, 2 Zelle rechts, 4 [nur der Kern], 7 etc.) zeigen.

Einen extremen Fall von Ungleichheit der Stücke zeigt Fig. 2 in der Zelle links, einen ähnlichen die eine Zelle der Fig. 3. Doch muss hier daran erinnert werden, dass das Mikrotommesser, wenn es den einen Kern in der Mitte, den anderen nahe am Rande fasst, unter Umständen eine Ungleichheit der Grösse vortäuschen kann, wo solche gar nicht existirt.

Indem wir ausdrücklich nochmals hervorheben, dass der sich amitotisch theilende Kern keine weitere sichtbare Veränderung erleidet als die Theilung des Nucleolus und einfache Durchschnürung des Gerüsttheiles, erwähnen wir doch vorläufig, dass selten, aber sicher Uebergangsformen zwischen Amitose und Mitose vorkommen. Fig. 5 bildet einen solchen Fall ab; wir kommen später auf diese Frage zurück.

6.

Eine directe Kerntheilung kann in verschiedener Weise verlaufen. Wenn wir auch zunächst nur von der Zweitheilung des Kernes reden und die Vielkernbildungen bei Protozoen vorläufig unberücksichtigt lassen, so können wir bei jener nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse zwei Modificationen unterscheiden.

Der erste Modus, im Pflanzenreich von Möller[1]) für *Saccharomyces*, von Buscalioni[2]) für denselben Organismus, von Fairchild[3]) für *Valonia* angegeben, beginnt nach Theilung des Nucleolus mit einer Anhäufung der Kernsubstanz an zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kernes, gleichzeitig entfernen sich diese Partien voneinander, sodass der Kern zu einem allgemein als hantelförmig bezeichneten Gebilde sich umwandelt. Indem die Verbindungsbrücke immer schmäler wird, reisst sie endlich durch und die Tochterkerne sind isolirt.

Wir wollen diese Theilungsart als Diaspase (σπάω zerziehen) des Kernes bezeichnen (lat.: Distraction).

Die zweite Art der directen Theilung ist die von uns vorhin beschriebene, ausserdem für alte Zellen von *Chara* und *Tradescantia*

---

1) Möller, „Ueber den Zellkern und die Sporen der Hefe", sowie „Neue Unters. üb. d. Zellkern und die Sporen der Hefen". Centralbl. f. Bakt. etc., Bd. 12 (1892) u. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. (1893).

2) Buscalioni, „Il *Saccharomyces guttulatus* Rob." Malpighia (1896).

3) Fairchild, „Ein Beitrag zur Kenntniss der Korntheilung bei *Valonia utricularis*." Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. (1894).

längst bekannte. Wir nennen sie die **Diatmese** des Kernes (Dissection lateinisch).

Auch Nathansohn beschreibt bei seinen *Spirogyra*-Versuchen diesen zweiten Theilungsmodus. Dabei ist jedoch einer Modification Erwähnung zu thun. Nathansohn giebt an, dass die Durchschnürungslinie sich alsbald nach ihrem Auftreten auf die ganze Peripherie ausbreitet und also einen geschlossenen Ring bildet[1]). Bei *Vicia* scheint dies nie vorzukommen, vielmehr tritt die Furche nur halbseitig auf. Man denke sich einen Halbring um den Kern gelegt, der nun in seine Masse schnürend, nicht schneidend vordringt, so dürfte man den Bildern am gerechtesten werden.

Es erhellt, dass das Aussehen der Kerne während der Zerschnürung im mikroskopischen Bild ganz davon abhängt, ob die Einschnürungsseite vorn, hinten oder seitlich gelegen ist.

Liegt sie vorn, so erhalten wir Bilder, die den Figuren 1 oder 3 entsprechen. Liegt sie hinten, so ist die schnürende Linie unsichtbar, das Bild ist das der Fig. 2 (Zelle rechts) oder 19. Den directesten Beweis aber für unsere Anschauung erbringen Figuren wie 4 (nur der Kern) oder 11, in denen wir die Einschnürung von der Seite sehen.

Handelte es sich nun bei den zwei oben unterschiedenen Arten der directen Kerntheilung um einen blossen Formunterschied, so würde eine solche Aufstellung dadurch nicht zur Genüge gerechtfertigt erscheinen. Wenn wir uns aber über die jeweiligen im Kern sich abspielenden Vorgänge Rechenschaft zu geben versuchen, so drängt sich uns die Annahme auf, dass bei der Diaspase hauptsächlich die eigentliche innere Kernmasse sich theilend thätig sei, dagegen bei der Diatmese die innere Kernmasse, vom Nucleolus abgesehen, in einen passiven Zustand gerathen sei und hier viel-



Wie es kommt, dass die Chloralbehandlung bei einem Theil des Kernes, dem Gerüst, eine inactivirende, lähmende Wirkung hat (indem die hier sonst eintretenden Substanzsonderungen und -verschiebungen unterbleiben), bei anderen Theilen dagegen (Nucleolus, Kernmembran) eine activirende, erregende Wirkung (indem wir hier sonst nicht auftretende Bewegungen sich vollziehen sehen), wissen wir nicht. Vielleicht bringen künftige Untersuchungen Licht in diese interessanten Probleme.

Da aber die Thatsachen vorliegen, können wir noch einen Schritt weiter gehen, indem wir die wie es scheint bei niederen Organismen häufiger spontan vorkommende Diaspase der Diatmese gegenüber, die in alten Zellen vorzuherrschen scheint, aber auch bei unseren Versuchen zunächst in Betracht kommt, bereits als eine höhere Stufe, als eine Annäherung zur Mitose betrachten.

Denn bei der Diaspase vollzieht sich offenbar bereits eine Umlagerung nicht nur der Nucleolar-, sondern auch der Gerüstsubstanz, wodurch eine genauere Halbirung auch der letzteren in weit höherem Maasse ermöglicht wird, als es bei dem Durchgeschnürtwerden der regungslos liegenden Gerüstmasse, wie es die Diatmese aufweist, geschehen kann.

Noch wahrscheinlicher wird diese Vermuthung, wenn wir auf die von Schmitz entdeckte, von Fairchild l. c. neuerdings beschriebene „Mitose“ bei *Valonia*, wo sie neben der Diaspase vorkommt, einen Blick werfen. Denn diese Halbmitose[1]) hat noch eine ziemlich grosse Aehnlichkeit mit einer Diaspase.

Zwar findet Auflösung des Nucleolus und Bildung von Chromosomen statt, doch konnte Fairchild eine Längsspaltung nicht nachweisen. Dann aber beginnt — gerade wie bei der Diaspase —

Bd. XIX [1901], p. 101) zwischen Amitosen, die die Theilungsfähigkeit des Kernes erhalten lassen (Amitosen schlechtweg), und solchen, die alsbald zur Degeneration und zum Tode desselben führen (Fragmentationen schlechtweg) unterschieden. Obgleich es mir nicht sehr wahrscheinlich ist, dass man diesen auf einem rein physiologischen Moment beruhenden Unterschied wird aufrecht erhalten können — man müsste sonst die mitotischen Theilungen nach demselben Princip unterscheiden, wozu keine Veranlassung vorliegt — so deutet doch die Unterscheidung als solche darauf hin, dass die bisher meist geübte Praxis, alle Nichtmitosen unterschiedslos als Amitosen zusammenzufassen, als Missstand empfunden zu werden beginnt.

1) Eine vielleicht ähnliche Hemimitose zeigt unsere Fig. 5 (Text p. 415). Wir könnten auf dem Wege von der einfachsten zur complicirtesten Kerntheilungsform vier Stationen festlegen: Diatmese, Diaspase, Hemimitose, Mitose. Eventuell liessen sich die abweichenden Theilungsformen anderer Protozoen als Seitenäste dieses Stammes auffassen.

ein Ausziehen des Kernes zur Hantelform unter Erhaltenbleiben der Kernmembran, die demgemäss in der Mitte zu einem dünnen leeren Schlauche ausgezogen wird und endlich durchreisst, wonach die Tochterkerne sich abrunden[1]).

Dass nun die Diatmese so wenig wie die Diaspase Unfähigkeit weiterer Entwickelung des Kernes und der Zelle zur Folge zu haben braucht, werden uns die nächsten beiden Abschnitte zeigen.

7.

Es läge nahe, an den geschilderten regelmässigen Verlauf der Amitose des Kernes die nicht ganz selten beobachteten irregulären Formen dieses Vorganges anzuschliessen. Da aber dieselben für den Augenblick von geringerem Interesse erscheinen, wollen wir vorerst an die bisher betrachteten Vorgänge direct anknüpfend uns der Frage der Zellwandbildung bei *Vicia* nach Amitose des Kernes zuwenden.

Die Zellwand ist ein Umwandlungs- und Abscheidungsproduct des Cytoplasmas, was aber nicht so zu verstehen ist, dass ihre Bildung vom Kerne unabhängig wäre. Vielmehr hat man in den Thatsachen, die nicht nur stets die Anwesenheit, sondern sogar in vielen Fällen die unmittelbare Nähe des Kernes bei Zellwandbildungsprocessen nöthig erscheinen lassen, bedeutende Belege für die enge Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma behufs Ausübung dieser wichtigen Lebensfunction gefunden; eine Wechselwirkung, die bei kernhaltigen Zellen für immer weitere concrete Fälle zu formuliren gelingt und die ihren umfassendsten Ausdruck in der Erkenntnis gefunden hat, dass bei einer solchen normal kernhaltigen Zelle weder das Plasma ohne den Kern, noch dieser ohne

Hieraus ergiebt sich, dass das blosse Auftreten einer Zellwand nach Amitose des Kernes ein günstiges Zeichen für die ungeschädigte Lebenskraft des getheilten Gebildes ist. Wäre ein gesunder, kräftiger Kern allein durch eine Amitose schwer geschädigt (was allerdings a priori unwahrscheinlich ist), so könnte seiner Theilung eine Zellwandbildung nicht folgen.

Wie findet dieselbe nun statt?

Zunächst ist zu bemerken, dass meist eine ziemlich lange Frist verstreicht, ehe die Anlage der Zellwand beginnt. Da mittlerweile die Kerntheilung zu Ende gegangen ist, findet man in den Präparaten häufig zweikernige Zellen ohne Spur einer Zellwand dazwischen, eine Beobachtung, deren Bedeutung uns im nächsten Abschnitte klar werden wird.

Währenddessen sammelt sich in etwas älteren Zellen, deren Plasma nicht mehr das gesammte Lumen ausfüllt, eine Plasmamasse um die Kerne an, die öfters, aber nicht stets, von einer Seite der Zelle zur anderen reicht, wohl immer aber mindestens an einer Stelle der Zellwand anliegt. Diese Plasmamasse sehen wir auf Fig. 7, 8, 10, 15—18. Bei jüngeren Zellen ist diese Erscheinung nicht zu bemerken und auch unnöthig.

Nun beginnt, an eine begrenzte Stelle der vorhandenen Zellwand ansetzend, die Ausscheidung einer dünnen Membranplatte, die allmählich zwischen den meist immer noch eng aneinander liegenden Kernen hindurchwächst und endlich die ganze Zelle durchsetzt, womit der Process beendet ist.

Natürlich kann man dieses successive Wachsthum, ähnlich wie die Durchschnürung des Kernes, nur an solchen Zellen genau verfolgen, bei denen die Stelle der Zellwand, an der die junge Membran zuerst aufgetreten ist, nach rechts oder links zu liegen kommt. Einzelne Stadien sind in Fig. 15, 16, 10, 17, 18 dargestellt. Auch die Zelle rechts oben in Fig. 8 würde wahrscheinlich, um 90° um die Längsaxe gedreht, ein solches Bild zeigen. Fig. 12, 13 und 14 endlich geben drei Ansichten einer derartigen Zelle von oben her mit Einstellung auf den oberen (12) und unteren (14) Kern sowie auf die Mittelpartie (13). In 12 und 14 sieht man jedesmal den eingestellten Kern deutlich, den zweiten naturgemäss verschwommen, in 13 sind beide Kerne halbscharf, ganz scharf dagegen die (folglich zwischen ihnen durchgehende) Fläche der schon etwas über halbfertigen Scheidewand, die bis auf eine im Querschnitt nierenförmige Lacune das Zelllumen durchschnitten hat.

[illegible] Wie [illegible]

[illegible] der [illegible] Abscheidun[illegible] nach der Be[illegible]

lange aber solches Uebertragen latent bleibender Eigenschaften andauern kann, darüber fehlt uns jede Kenntniss.

Gewisse Fälle von Atavismus, das Zurückschlagen alter Taubenrassen auf den Typus der *Columba livia* bei wiederholter Kreuzung derselben untereinander, oder ein Mensch, der mit einer Geste, einem Tonfall alten Leuten die Person seines von ihm nie gekannten, lange vergessenen Urgrossvaters mit bisweilen unheimlicher Treue vor das geistige Auge zurückruft — alles das sind ebenso räthselhafte und zum Theil viel räthselhaftere Erscheinungen, die als solche doch Geltung beanspruchen.

Da wir im nächsten Abschnitt zu einer anderen Frage übergehen werden, sei noch erwähnt, dass wir auch in der durch Chloralwirkung veranlassten amitotischen Kerntheilung ein derartiges Zurückgehen auf eine ursprüngliche, bei den höheren Organismen bis auf Reste verschwundene Form erblicken möchten. Beide Erscheinungen würden dann zeigen, wie hier später erworbene Eigenschaften wie unter einem weglöschenden Schwamme verschwinden und die ältesten ehrwürdigen Schriftzüge des Lebens wieder zum Vorschein kommen. Unter diesem Gesichtswinkel und eingedenk der tiefen innerlichen Uebereinstimmung, die durch alle sich am Lebendigen abspielenden Erscheinungen hindurchgeht, ist es vielleicht nicht zu kühn, wenn wir daran erinnern, dass auch beim höchsten thierischen Organismus, beim Säugethier, beim Menschen durch narkotisirende Stoffe zunächst die Functionen gehemmt werden, die die jüngsterworbenen sind, vor allem gewisse Phänomene des geistigen Lebens, die ja in irgendwelcher Weise mit dem Leben gewisser Zellgruppen verkettet erscheinen; während die älteren fester eingewurzelten Lebenserscheinungen der Athmung, Absonderung, des Kreislaufes u. s. w. vorerst bestehen bleiben [1]).

8.

Die nächste und in einem gewissen Sinne den Kreis schliessende Frage ist offenbar die: Kann eine amitotisch getheilte Zelle in

---

1) Nachträglich kommt mir die folgende Stelle (bei Flechsig, Gehirn und Seele, 2. Ausgabe 1896, p. 97, in der 37. Anmerkung) zu Gesicht. „In weiter Ausdehnung gilt das Gesetz, dass die zuletzt entstehenden Elemente (es ist vom Gehirn die Rede) am empfindlichsten sind — was man im Grossen und Ganzen ja bereits früher wusste angesichts der verschiedenen Wirkung des Chloroforms und anderer Narcotica auf die Grosshirnrinde einer-, die Oblongatacentren andererseits u. dgl. m."

Weiterentwickelung eintreten? Kann vor allen Dingen ein amitotisch getheilter Kern sich je wieder mitotisch theilen?

Für eine unbefangene Betrachtung, die in der Fragmentation noch keine Strangulation, sondern eine einfachere und minder exact arbeitende Theilung erblickt, die, wie wir gezeigt haben, an den jüngsten, protoplasmareichsten, durchaus nicht senilen Zellen einer Pflanze sich abspielen kann, liegt von vornherein kein Grund vor, das für unmöglich zu halten.

Es zeugt aber zum mindesten für das grosse Misstrauen, mit dem die directe Theilung heutzutage meist betrachtet wird, dass man sowohl in der Literatur[1]) wie auch bei gelegentlicher persönlicher Mittheilung gerade dieser Möglichkeit gegenüber einem bedeutenden Skepticismus begegnet.

Nathansohn hat l. c. für *Spirogyra* das Wiederauftreten von Mitosen in vorher amitotisch getheilten Zellen beschrieben, es gälte für *Vicia* das Gleiche wahrscheinlich zu machen.

Wir sagten oben (p. 396), dass es sich bei unserem Object als einem dreidimensional ausgedehnten Gewebe nur um das Studium geschnittener Präparate handeln könne, dass es aber entgegen geäusserten Ansichten dennoch möglich erscheine, den Nachweis des fraglichen Vorganges zu führen, und zwar eröffneten sich dazu drei Wege, zu deren Beschreitung allerdings specielle Bedingungen erfüllt sein mussten. Wir haben jetzt diese Wege und Bedingungen näher zu kennzeichnen.

Erstens könnte es gelingen, durch geeignete Anwendung von Chloral — eventuell auch auf anderem Wege — die Mitosen in einer Wurzel völlig zu unterdrücken. Ist dieses durch eine genügende Anzahl von Versuchen sichergestellt, so kann man eine derartige Wurzel, in der nur noch Amitosen vorkommen, in normale



kann er noch hinfälliger gemacht werden durch den Nachweis, dass es sich nur um eine geringe Anzahl von Kernen dabei handeln könne.

Denn obwohl es mir noch nicht gelungen ist, die Mitosen in meinem Object absolut zu unterdrücken[1]), so habe ich doch Präparate bereits erhalten, die auf Schritt und Tritt (bisweilen in einem Gesichtsfelde ein halbes Dutzend zugleich) typische Diatmesen in allen Stadien zeigten, zwischen denen nur hin und wieder eine isolirte Mitose auftauchte. Bei so willigem Eingehen der directen Theilung ist es also im höchsten Maasse unwahrscheinlich, dass überhaupt Zellen ungetheilt bleiben. Tritt nun aber — und dies ist der Fall — nach Wiederversetzen in normale Verhältnisse die durchschnittlich in einer Wurzel gleichzeitig zu beobachtende Anzahl von Mitosen auf, so kann man den Beweis, um den es sich handelt, vorläufig als erbracht ansehen. Vorläufig, denn der Einwand, dass Zellen ungetheilt bleiben können, kann trotz unserer Gegengründe erhoben werden.

Unsere zweite Beweismöglichkeit ist eine directe.

Es könnte nämlich sein, dass eine stattgehabte directe Kerntheilung später noch an irgend einem Zeichen ersichtlich wäre. Ein so als amitotisch entstanden erkennbarer Kern könnte von neuem Mitosen liefern. Beides ist der Fall, wie wir sehen werden.

Das Dritte endlich, was hierüber beizubringen ist, beruht auf folgender, etwas umständlicher Ueberlegung.

Angenommen, ein amitotisch getheilter Kern könne keine Mitosen mehr liefern, so wird ein solcher Kern sich weiter amitotisch oder aber gar nicht mehr theilen, ein Drittes giebt es für ihn nicht.

Ueberlegen wir sämmtliche Eventualitäten.

Der erste Fall ist noch der wahrscheinlichere. Tritt er ein, so müssten, bei der leicht zu erhaltenden grossen Menge von Amitosen, auch nach Beendigung des Versuches fortdauernd zahlreiche Amitosen zu finden sein.

Vermag sich dagegen der Kern gar nicht weiter zu theilen, sind wiederum zwei Fälle möglich. Entweder müssen die beiden übereinander liegenden Zellen, die durch Amitose entstanden sind, zu langen einzelligen Schläuchen auswachsen, die in grosser Anzahl

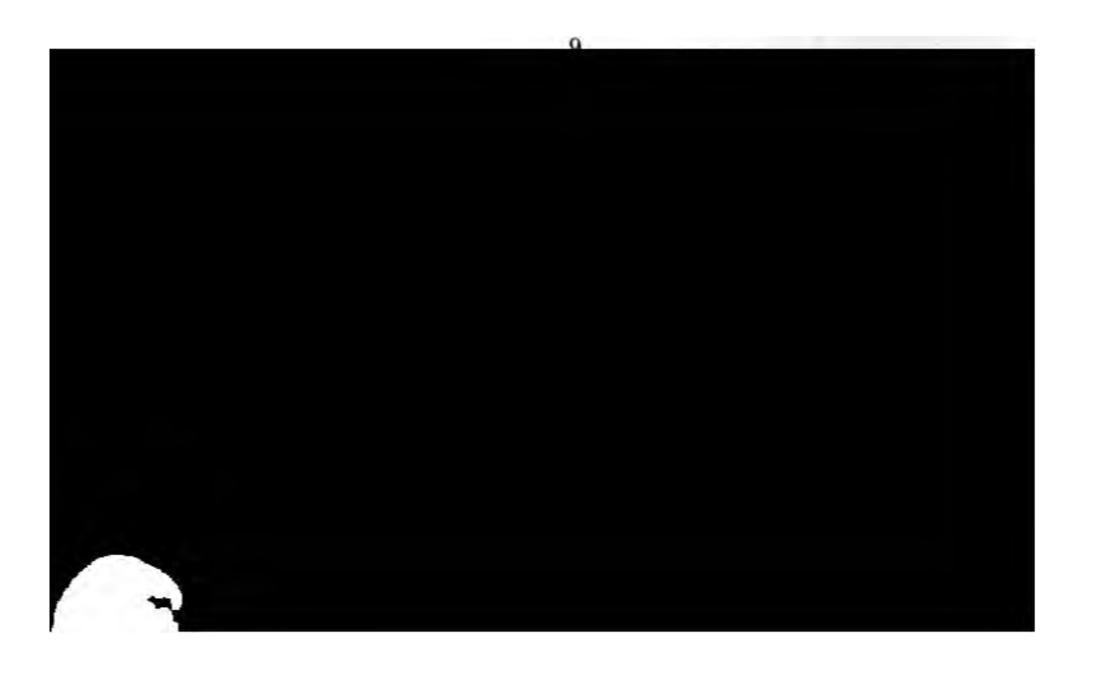
1) Vergl. das auf p. 418 nachträglich Gesagte.

in dem umgebenden noch kurzzelligen Gewebe vorhanden und sofort auffindbar sein müssten [1]).

Oder die Zellen wachsen nicht mehr.

Dann würde jedes solchermassen immobilisirte Zellenpaar in dem lebhaft sich theilenden Gewebe einen Stockungspunkt bilden. Das würde bei der grossen Anzahl vorhanden gewesener Amitosen die auffälligsten Erscheinungen zur Folge haben. Entweder eine abnorm häufige Zelltheilung über und unter dem gehemmten Zwillingspaar. Oder eine abnorme Streckung aller dieser Zellzüge. Beides hätte die Bedeutung, mit den angrenzenden Schichten Schritt halten zu können. Oder endlich, wenn dies nicht geschieht, müsste eine Spannung, Verkrümmung, Zerreissung schliesslich der gesammten Wurzel erfolgen, da sie dann an jedem Punkt, wo eine Amitose statthatte, gleichsam festgenagelt wäre, während sie an unendlich vielen anderen Punkten zu wachsen fortfährt.

Diese genauere Discussion der nothwendigen Folgeerscheinungen berechtigt uns zu einem umfassenden Resumé: Treten in einer Wurzel, in der zahlreiche Kerne sich amitotisch getheilt haben, bei weiterer Kultur unter normalen Verhältnissen keine der geschilderten, zum Theil so gewaltsamen und auffälligen Erscheinungen zu Tage, finden sich also keine häufigen Amitosen, keine langen einzelligen Schläuche, keine kernlose Kammerreihen, keine abnorm häufige, reihenweis auftretende Mitosen, keine abnorme Streckungen in vielen Zellzügen, hat endlich kein Zerfetzen der ganzen Wurzel statt: sondern nimmt dieselbe wiederum ihr normales Aussehen an, so haben sich auch ihre amitotisch getheilten Zellen zur Norm zurückzufinden vermocht.



Das Kennzeichen, an dem nach vollendeter Kerntheilung bei unserem Object gesehen werden kann, ob dieselbe mitotisch oder amitotisch war, ist ein sehr einfaches. Der mehr oder minder gut erhaltene Verbindungsschlauch, vor allem aber die Anlage der Zellplatte zwischen zwei Kernen verräth die stattgehabte Mitose. (Es scheint übrigens, wie wir beiläufig bemerken wollen, dass die vollständige Bildung der Scheidewand auch hier verzögert wird, obwohl sie dann stets eintritt.)

Nach amitotischer Theilung der Kerne hingegen giebt es eine Zeitspanne, in der bereits zwei Kerne vorhanden sind, ohne dass noch eine Zellwand — die übrigens in diesem Falle auch anders auftritt — angelegt ist. Hierüber wurde bereits gesprochen.

In dieser Zwischenzeit nun kann einer oder beide Tochterkerne in mitotische Theilung eintreten.

Wir erhalten so das in Fig. 9 dargestellte absonderliche Bild zweier übereinander stehender Spindeln in derselben Zelle und erkennen aus dem Fehlen jeder Andeutung einer Scheidewand zwischen diesen Spindeln, dass es sich thatsächlich um einen vorher amitotisch getheilten Kern handelt.

Ich habe solche Bilder mehrfach beobachtet, jedesmal ohne Spur einer angelegten Zellwand, leider bisher auch noch keines, das bereits Scheidewandbildung in den Tochterkernspindeln zeigte[1]). Es wäre interessant, feststellen zu können, ob die auffällige Verspätung der ersten Zellmembranbildung in diesen Fällen damit zusammenhängt, dass die Kerne so schnell wieder in Theilung eintreten, also, wenn man den Ausdruck erlauben will, anderweit beschäftigt sind. Wenn dem so wäre, so würde die Mutterzellscheidewand wahrscheinlich nach Ablauf der Tochterkernmitosen noch nachträglich eingeschaltet werden. Wir hätten dann die eigenartige Erscheinung, dass je eine unfertige Mutterzelle eine fertige Tochterzelle liefert.

Sei dem wie ihm wolle: die ganze Erscheinung ist in unserem Sinne beweiskräftig. Die drei bisher an zwei verschiedenen Wurzeln beobachteten Fälle stammten von zwei Modificationen desselben Versuches:

---

1) Es ist erklärlich, dass die Erscheinung nicht eben häufig ist, da sie nur zu Stande kommen kann, wenn die Kerne sich geschwind aufs Neue theilen, ehe die Scheidewandbildung erfolgt ist. Vielleicht hängt das von Umständen ab, die sich experimentell beeinflussen lassen, sodass man in der Lage wäre, sie so sicher hervorzurufen wie die Diatmese.

1. **Tag:** 10^{30}—11^{30} Chloral (0,75 %).
2. **Tag:** Dieselbe Behandlung; am Abend (6 Uhr) Fixirung der einen Wurzel.
3. **Tag:** Vormittags ½12 Uhr Fixirung der zweiten Wurzel.

Zu meinem dritten Beweise übergehend, kann ich eine Serie von Versuchsergebnissen citiren, die an 8 Wurzeln erhalten wurden.

Dieselben wurden zugleich von 10^{30} – 11^{30} Vorm. in Chloral gebracht (Nr. 1 und 2 in 0,5proc., die anderen in 0,75proc.), dann eine Stunde in fliessendem Wasser ausgewaschen, wie stets, und schliesslich in den Dampfraum gebracht (mit Ausnahme von Nr. 1, wie das Folgende zeigt).

Fixirt wurde

Nr. 1: unmittelbar nach der Chloraleinwirkung,
Nr. 2: 1½ Stunden „ „ „
Nr. 3: 3 „ „ „ „
Nr. 4: 7 „ „ „ „
Nr. 5: 24 „ „ „ „
Nr. 6: 31 „ „ „ „
Nr. 7: 48 „ „ „ „
Nr. 8: 55 „ „ „ „

Die uns hier interessirenden Befunde waren die folgenden:

Nr. 1. Verdoppelung der Nucleolen in ziemlich vielen Zellen. Mitosen. Keine Amitosen.

Nr. 2. Massenhafte Kerne mit Doppelnucleolen. Mitosenstadien. Keine Amitosen.

Nr. 3. Massenhafte Kerne mit Doppelnucleolen. Wenige Mitosen. Angeschnürte Kerne.

Nr. 4. Nicht seltene Amitosen (Diatmesen). Ziemlich viele



nach wieder 24 Stunden resp. wenig längerer Zeit alle Folgen des Eingriffes überwunden sind und die Wurzel ein normales Gepräge zeigt.

Inwiefern dieser Wiedereintritt normaler Verhältnisse uns zu der Annahme berechtigt, auch die diatmetisch getheilten Kerne seien zur Mitose zurückgekehrt, haben wir bereits im vorigen Capitel erörtert.

Wir glauben die dort eingangs gestellte Frage: Kann eine amitotisch getheilte Zelle in Weiterentwickelung eintreten? Kann vor allen Dingen ein amitotisch getheilter Kern sich je wieder mitotisch theilen? auf Grund unserer mitgetheilten Erfahrungen mit Ja beantworten zu müssen.

Speciell handelt es sich bei *Vicia* zunächst um die Diatmese, also die einfachste amitotische Theilungsform. Dieselbe Behauptung auch auf die Diaspase auszudehnen, geben uns ausser theoretischen Gründen die an verschiedenen Organismen beobachteten diaspastischen Theilungen, von denen wir einen Theil anführten, das Recht.

Somit hätten denn die im theoretischen Theil aufgestellten Gründe für die Möglichkeit der Vertretung der Mitose durch die Amitose auch für die Zelle der höheren Pflanze eine experimentelle Stütze erhalten: sowohl ist Amitose des Kernes mit nachfolgender Zellwandbildung möglich, als auch ist die derart entstandene Zelle embryonalen Charakters, sofern es die Mutterzelle noch war, d. h. befähigt zu weiterer Theilung (und zwar auch auf mitotischem Wege), mit welcher Theilung der individuelle Lebenslauf einer Zelle abschliesst.

Wie es sich bei völliger Unterdrückung der Mitosen auf die Dauer mit dem ganzen Organ verhalte, in unserem Falle also der Wurzel, ob und welche Abweichungen und Störungen eintreten, wird ein Ziel weiterer Untersuchungen sein. Es muss dazu vorerst eine Methode gefunden werden, welche die Mitosen völlig oder fast völlig aus der Wurzel, und zwar dauernd, verschwinden liesse. Ich hege die Erwartung, dass mir dieses bei weiterer Variirung und Fortsetzung der Versuche gelingen werde[1]).

10.

Unsere Beschreibung würde nicht vollständig sein, wenn sie bei Betrachtung der amitotischen Vorgänge der Unregelmässigkeiten

1) Vergl. „Nachträglich“ (am Schlusse der Arbeit).

keine Erwähnung thäte, die bisweilen dabei zu beobachten sind. Wir stellen sie kurz zusammen und führen auch die bereits im Text erwähnten hier nochmals mit auf.

Der Nucleolus kann in seltenen Fällen (Fig. 8, oberster Kern rechts) mehrlappig eingeschnürt sein. Dass eine solche Einschnürung zu der simultanen Bildung von drei oder mehr Nucleolen führte, ist mir nicht vorgekommen.

Eine ähnliche Erscheinung zeigt bisweilen der Kern selbst. Fig. 8 (Zelle links oben) giebt ein auf den ersten Blick sehr auffälliges Bild eines solchen gewaltig herangewachsenen Kernes[1]), der knospenartig Theilstücke abzuschnüren scheint. Indess dürfte dieser Fall von dem normalen Verhalten unschwer abzuleiten sein. Die betreffende Zelle ist, wie man sieht, erheblich länger als ihre Nachbarzellen: offenbar hat der Kern lange mit der Theilung gesäumt. Nun theilt er sich diatmetisch, aber ehe diese Theilung noch zu Ende ist, tritt in den Hälften schon wieder Verdoppelung der Nucleolen und Zerschnürung ein.

Auch in diesen — seltenen — Fällen habe ich eine wirkliche simultane Vielkernbildung noch nie constatiren können: zweikernige Zellen sind in amitosenreichem Gewebe wegen der Verzögerung der Membranbildung nichts Seltenes, mehr als zwei Kerne habe ich aber nie in einer Zelle gefunden.

Einen weiteren Fall von Unregelmässigkeit zeigt Fig. 6. Der eine Kern erscheint im Schnitt pilzförmig, und da Hut wie Stiel je einen Nucleolus aufweisen, so könnte man an eine normal verlaufende Amitose denken.

Vielleicht besteht aber mehr Wahrscheinlichkeit für die Annahme, dass es sich hier um einen der ziemlich häufigen Fälle handelt, die ich Anschnürung nennen möchte. Dabei zieht sich der Kern an einzelnen Stellen oberflächlich buchtig ein, wie es übrigens auch die kleinere Zelle der Fig. 6 zeigt. Diese Anschnürungen sind besonders oft in den ersten Stunden nach der Chloraleinwirkung zu finden, z. B. bei Nr. 3 und 4 des auf p. 412 citirten Versuches. (Fig. 6 stammt aus Wurzel Nr. 4 desselben.) Späterhin scheinen sie bald wieder zu verschwinden, jedenfalls führen sie nicht zu Theilungen, soweit bisher beobachtet wurde. Bisweilen erinnert der Kern in diesen Substanzverschiebungen an

1) Derartige die Durchschnittsgrösse um das mehrfache übertreffenden Kerne sind in den chloralisirten Wurzeln nicht selten.

eine Amöbe und so können wir diese Erscheinung vielleicht als eine neue Wirkung des Narcoticums auffassen, die mit den wenigen spontanen, am lebenden Kern bisher beobachteten[1]) amöboiden Gestaltveränderungen zu parallelisiren wäre.

Eine in Fig. 2 und 3 abgebildete nicht häufige Abweichung, die schon früher erwähnt wurde, besteht darin, dass bei sonst regulärer Diatmese die gebildeten Theilstücke ungleich gross sind.

Dass endlich Uebergangsstadien zwischen der Amitose und Mitose vorkommen können, sei mit Hinblick auf Fig. 5 hier nur erwähnt. Sie wurden bisher erst zweimal beobachtet und daher kann eine genaue Beschreibung noch nicht gegeben werden.

Der Zerfall in Chromosomen unter Auflösung des Nucleolus steht hier ausser Frage, ebenso andrerseits die der Diaspase angehörigen Erscheinungen der Längsstreckung und Einziehung des Kernes in seiner Mitte unter Erhaltenbleiben der Kernwand. Ueber Halbirung der Chromosomen hingegen, sowie Spindelfaser- und Membranbildung können zur Zeit noch keine Angaben gemacht werden.

Die junge Zellmembran zeigte ebenfalls in einigen wenigen Fällen eine Abweichung. Dieselbe betraf die Richtung ihrer Anlage, die ja gewöhnlich durch den (meist sehr engen) Zwischenraum, der die beiden Kerne trennt, hindurch führt, sodass jeder Zelle ein Kern zufällt.

Der in Fig. 7 abgebildete Fall dagegen zeigt, dass bei weiterer Ausbildung der hier angefangenen Membran die eine Tochterzelle kernlos bleiben würde, während die andere reell[2]) doppelkernig würde. Die Vollendung einer so gelegenen Membran wurde indess noch nie beobachtet. Es kann deshalb auch nicht gesagt werden, ob in der zweikernigen Zelle nachträglich noch eine Scheidewand auftritt. An der benachbarten kernlosen Kammer wären derartige Zellen unschwer zu erkennen.

Der sehr isolirte Fall, den Fig. 11 versinnbildlicht, gehört, wenn wir ihn richtig interpretiren, nur noch in bedingtem Sinne zu unserem Thema. Hier scheint eine abnorm frühe Anlage der Scheidewand vorzuliegen, welch letztere denn auch bereits fast

1) Zopf, „Zur Kenntniss der Phycomyceten I." Nova acta d. K. Leop.-Carol. d. Academie d. Naturf., Bd. 47 (1884).

2) Im Unterschied von der regelmässig vor der Membranbildung eine Zeit lang vorhandenen Zweikernigkeit.

fertig ist, bis auf eine Stelle, an der der noch bestehende Zusammenhang der Kerne die Membranbildung hindert.

Wäre diese Erscheinung auch nur einigermassen häufig, so würde sie zu der Anschauung verleiten, dass — oft wenigstens — der sich diatmetisch theilende Kern von der Zellwand durchgeschnürt wird. Natürlich liegt nach dem früher Beschriebenen kein Grund vor, den vereinzelten Fall der Fig. 11 für etwas Anderes zu halten als für eine Abnormität.

Wir schliessen endlich die im Laufe unserer Experimente öfters gemachte Beobachtung an, dass eine gewisse Verwirrung des zeitlichen Orientirungsvermögens der lebendigen Zelle eine weitere Wirkung des Chlorals zu sein scheint.

Während in einer normalen *Vicia*-Wurzel sich die Mehrzahl der Zellen in den Vormittagsstunden theilt, fand ich dieses Maximum bei chloralisirten Wurzeln öfters verlegt, es zeigten sich Wurzeln, die zur angegebenen Zeit fixirt waren, beispielsweise ärmer an mitotischen Theilungszuständen als andere, die zwischen 6 und 7 Uhr Nachmittags fixirt wurden. Ein genaueres Studium dieser und daran etwa anzuschliessender Erscheinungen lag ausserhalb der Grenzen dieser Arbeit.

11.

Ebenso muss ich es mir versagen, an diesem Orte ausführlicher auf die Versuche einzugehen, die ich bisher mit Eingriffen anderer Art zwecks Hervorbringung von Amitosen bei unserem Objecte angestellt habe.

Dieselben bestanden bislang in der Erprobung der Wirkung weiterer Narcotica (Aether, Chloroform, Morphin), in Verwundungen und dem Einfluss von niederen und höheren Temperaturen bezw. dem raschen Wechsel beider.

Der Fortsetzung dieser erst kürzlich begonnenen Versuche denke ich die nächste Folgezeit zu widmen.

Als ein erstes vorläufiges, doch gesichert erscheinendes Resultat kann ich mittheilen, dass die Hervorbringung der Amitose durch sehr verschiedene Reize wenigstens möglich scheint.

Dass nun die Pflanzenzelle auf Eingriffe so verschiedener Art, als es beispielsweise Narcose und Verwundung naheliegender Zellen sind, mit derselben Veränderung ihres Theilungsmodus zu reagiren befähigt ist, regt zum Nachdenken an. Es könnte sein, dass es

sich hier ähnlich wie bei gewissen Processen in der anorganischen Welt um eine, wir möchten sagen: Gleichgewichtsstörung handelt, deren Resultat, einerlei welches die wirkende Ursache war, stets das gleiche sein muss, so etwa wie das Nitroglycerinmolekül durch Stoss, Wärme, Elektricität immer im gleichen Sinne zerfällt. Dieses ist eine vorläufige Vorstellung, die ich aus der Wirkung verschiedener Agentien auf die Kern- und Zelltheilung gewonnen habe. Freilich möchte ich gleich die Möglichkeit hervorheben, dass eine genauere und umfassendere experimentelle Durchforschung diese Auffassung und ihre scheinbare Einfachheit vielleicht nicht unwesentlich modificiren dürfte.

V. Hauptresultate des experimentellen Theiles.

1. Bei höheren Pflanzen ist amitotische Kern- sowie Zelltheilung möglich.
2. Dieselbe kann wahrscheinlich durch sehr verschiedene Factoren hervorgebracht werden, am sichersten derzeit durch Chloralhydrat.
3. Sie verläuft mit wenigen Ausnahmen in einer typischen als Diatmese seines Ortes näher beschriebenen Weise.
4. Die durch amitotische Theilung gebildete Zelle ist weiter theilungs- und entwicklungsfähig, Degeneration wurde nicht beobachtet.
5. Vor allem ist der Zellkern zu erneuter mitotischer Theilung befähigt.
6. Die Resultate 4 und 5 sowie die beobachteten Uebergangsformen zwischen Amitose und Mitose sprechen im Verein mit Gründen, die im theoretischen Theil entwickelt worden sind, zu Gunsten der Anschauung, dass Amitose (mit den beiden unterschiedenen Formen der Diatmese und der Diaspase) und Mitose nicht als fundamental verschiedene Processe, sondern als Glieder einer phylogenetischen Entwicklungsreihe anzusprechen sind.

Rostock, Juni 1902.

Nachträglich möchte ich die in Folge einer Verzögerung des Druckes zu einem gewissen Abschluss gekommenen Versuche, durch Variirung der Chloraleinwirkung Wurzeln zu erzielen, die ganz mitosenfrei wären, an dieser Stelle erwähnen.

Leider verliefen dieselben sämmtlich negativ. Ein Umstand besonders lässt die Hoffnung, auf diese Weise die Mitosen völlig auszuschalten, als unerfüllbar erscheinen: die offenbare Gewöhnung der Zellen an das Chloral, welches dann und damit mehr oder minder aufhört, in dem gewünschten Sinne wirksam zu sein.

Zuerst versuchte ich eine tägliche einstündige Einwirkung einer Chlorallösung mittlerer Concentration (ich wählte 0,6 proc.). Bereits am dritten Tage fingen die Mitosen an, die Amitosen zu überwiegen, am vierten Tage ist notirt: Viele Mitosen; Amitosen sind noch vorhanden, aber sehr selten geworden. Dasselbe zeigte der nächste Tag und der Versuch wurde daraufhin abgebrochen.

Ein Versuch, die vorige Anordnung mit den Wirkungen höherer Temperatur (35°—40°) zu verbinden, misslang gleichfalls.

Eine fortdauernde Chloralisirung mit einer wesentlich geringer concentrirten Lösung (0,1 %) hatte ebensowenig Erfolg. Schon nach einem Tage hatten die Theilungen überhaupt aufgehört und stellten sich auch bei längerem Verweilen (bis zu 5 Tagen) im Chloral nicht wieder ein.

Da die Zahl der Amitosen mit der Concentration des Chlorals innerhalb gewisser Grenzen wächst, wurde die Wirkung von 1 %, 1,5- und 2 proc. Lösungen bei z. Th. kürzerer Einwirkungsdauer geprüft. Aber selbst in den durch 2 proc. Lösung ersichtlich arg irritirten Zellen fanden sich noch Mitosen nicht selten vor, während die Zahl der Amitosen andrerseits nicht übermässig gross war.

Schliesslich wurden auch einige Versuche derart angestellt, dass die Wurzeln mehrere Tage hindurch jedesmal eine Stunde (oder bei höheren Concentrationen kürzere Zeit) chloralisirt wurden, aber jeden Tag mit einer stärkeren Lösung. Täglich wurde dann eine Wurzel fixirt. Die Zahlen für einen dieser Versuche mögen hier folgen.

1. Tag: 3 Wurzeln in Chloral 0,25 % für eine Stunde (11—12 Uhr Vorm.).
2. Tag: Eine der drei Wurzeln fixirt, die beiden anderen in Chloral 0,75 % für eine Stunde (11—12 Uhr Vorm.).
3. Tag: Die zweite Wurzel fixirt. Die dritte in Chloral 1,25 % für eine halbe Stunde (11 ½—12 Uhr Vorm.).
4. Tag: Die dritte Wurzel fixirt. (11 Uhr Vorm.).

Die Hoffnung, derart der Gewöhnung durch die steigende Concentration vorzubeugen, war irrig. Zwar zeigte die dritte Wurzel eine beträchtliche Anzahl Amitosen der bekannten Form, die Mitosen aber waren keineswegs geschwunden und schienen eher wieder zahlreicher zu werden.

* * *

Natürlich ist mit diesen negativen Erfahrungen die Frage nicht erledigt. Da es einmal gelingt, in einem Gewebe Amitosen und Mitosen nebeneinander zu erhalten, so kann es auch gelingen, die letzteren ganz auszuschalten. Um dies an einem Beispiel zu erläutern: läge das Temperaturminimum für die Amitose tiefer als für die Mitose[1]), so würde durch Combination von Chloral und Abkühlung unter das Minimum, bei dem noch Mitosen möglich sind, eine Wurzel zu erhalten sein, in der nur noch Amitosen stattfinden, wenigstens für die Dauer der Chloralwirkung, die sich immerhin auf 3 bis 5 Tage erstrecken kann. Aehnliches könnte für andere Reize gelten.

Aber ob es angesichts der eintretenden Gewöhnung gelingen wird, auf längere Zeit, auf Wochen vielleicht, schliesslich für den ganzen Entwicklungsgang einer höheren Pflanze (einer submersen Wasserpflanze etwa) die Mitosen zum Verschwinden zu bringen, muss fraglich erscheinen. Für die nähere Erkenntniss der Amitose wie Mitose wäre die Erreichung des letzteren Resultates von gleicher und bedeutender Wichtigkeit.

---

1) Bei *Spirogyra* ist es nach Nathansohn der Fall.

Figuren-Erklärung.

[illegible] Zellen der Wurzelspitze von *Vicia faba*.

[illegible] Kerne in amitotischer Theilung.

[illegible] Verschiedene Unregelmässigkeiten in der Kerntheilung und [illegible].

[illegible]bildung in einem vorher amitotisch getheilt gewesenen Kerne.

[illegible] Bildung der Zellmembran nach Amitose des Kernes.

Die Figuren sind sämmtlich mit Zeiss'scher Oelimmersion (zum Theil $^1/_{12}$, zum Theil [illegible]) gezeichnet.



Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Bodenwurzeln.

Von

L. Kny.

Die Wurzeln grüner Leitbündelpflanzen sind, wenn man von vereinzelten Fällen von Anpassung an eigenartige Lebensverhältnisse absieht, in ihrem fortwachsenden Theile sämmtlich der Einwirkung intensiveren Lichtes entzogen. Man sollte deshalb erwarten, dass, falls überhaupt eine unmittelbare Einwirkung des Lichtes auf das Wachsthum der Bodenwurzeln in Richtung der Länge und Dicke besteht, diese sich bei normalen Landpflanzen in gleichem Sinne äussern werde. Die Angaben der Litteratur stehen hiermit aber nicht im Einklange. Teodoresco, welcher jüngst den Einfluss des Lichtes auf Form und Bau der Pflanzen einer ausgedehnten Untersuchung unterwarf, fasst die Ergebnisse seiner eigenen und früherer Untersuchungen anderer Forscher dahin zusammen, dass in den meisten Fällen ein irgend erheblicher Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Wurzeln nicht festzustellen sei (z. B. *Ricinus sanguineus*, *Vicia sativa)*. Seltener wirke das Licht verzögernd auf das Längenwachsthum ein *(Lupinus albus*, *Faba vulgaris*, *Phaseolus multiflorus)*: noch seltener beschleunigend *(Lepidium sativum)*[1]).

Es fiel mir auf, dass bei den Versuchen Teodoresco's ebenso wie bei denen der meisten seiner Vorgänger nicht die Wurzeln allein, sondern gleichzeitig mit ihnen auch die Keimsprosse beleuchtet bezw. verdunkelt waren. Es war also die Möglichkeit gegeben, dass die beobachtete Wirkung des Lichtes auf die Wurzeln nicht eine ausschliesslich unmittelbare; sondern mindestens zum Theil eine durch den Spross inducirte war. Die Vermuthung, dass Correlationen beider Theile im Spiele sein könnten, lag um so näher, als nach Famintzin bei den im Boden erzogenen Keim-

1) Ann. des sc. nat. VIIIme série, t. X (1899), p. 210—212.

lingen der Kresse, mochten dieselben im Lichte oder im Dunkeln erwachsen sein, in den ersten Tagen (bis zur Erschöpfung der Reservestoffe) die Summe der Längenmaasse von Würzelchen und Kotyledonen der einzelnen Keimpflänzchen annähernd dieselbe war. Im Lichte waren die Hypokotyle relativ kürzer, die Wurzeln relativ länger. Im Dunkeln war das Verhältniss ein umgekehrtes[1]).

Bei Wiederaufnahme der Versuche musste also vor Allem darauf Bedacht genommen werden, dass nur den Wurzeln allein das Licht theils dargeboten, theils vorenthalten wurde, während die Sprosse beider Versuchsgruppen einander in jeder anderen Beziehung gleichgestellt werden mussten. Die aus weissem Glase gefertigten Gefässe mussten mit undurchsichtigen Deckeln versehen sein, deren Oeffnungen, soweit sie nicht durch die Keimpflanzen ausgefüllt wurden, mit schwarzer Watte verstopft werden konnten. Bei den einen Versuchsreihen mussten die Sprosse beider Parallelkulturen in gleicher Weise dem Tageslichte ausgesetzt, bei den anderen in gleicher Weise verdunkelt werden, während nur für die Wurzeln ungleiche Beleuchtung zulässig war.

Es musste ferner der Versuch gemacht werden, einen etwaigen Einfluss des Sprosses auf das Wachsthum der Wurzel dadurch zu beseitigen, dass der Spross des Keimpflänzchens durch Eingypsen nach der von Pfeffer eingeführten Methode an der Entwickelung behindert wurde oder dass der Keimspross von der Wurzel gänzlich abgetrennt wurde. Durch gleichzeitige Anwendung dieser verschiedenen Methoden liess sich hoffen, der Lösung der Frage nach der directen Einwirkung des Lichtes auf das Wachsthum der Wurzeln näher zu kommen.

Für meinen Zweck schien es zunächst ausreichend, mit denjenigen 3 Arten Versuche anzustellen, welche sich nach den An—



Lepidium sativum.

	im Lichte	im Dunkeln
Wurzellängen nach 10 Tagen	115 mm	25 mm

also im Lichte weit überwiegend.

Vicia sativa.

	im Lichte	im Dunkeln
Wurzellängen nach 8 Tagen	150 mm	145 mm
„ „ 18 „	166 „	159 „

also im Lichte und im Dunkeln annähernd gleich[1]).

1. *Lupinus albus.*

Der grössere Theil der Kulturen wurde in 265 mm hohen Cylindergläsern von etwa 4,5 l Inhalt ausgeführt. Bei einigen der ersten Versuche waren dieselben mit Korkplatten, bei den späteren, an Zahl weit überwiegenden, mit flachen, übergreifenden Deckeln von starkem vernickeltem Blech bedeckt, in welche in gleichen Abständen eine bestimmte Zahl (10) Oeffnungen von passendem Umfang angebracht waren. Jede Oeffnung war mit einer Nummer bezeichnet. Die Cylindergläser wurden mit Leitungswasser gefüllt. Mit destillirtem Wasser, das ich sonst vorgezogen hätte, hatte ich bei früheren Gelegenheiten sehr üble Erfahrungen gemacht. Solches von tadelloser Beschaffenheit lässt sich in so grossen Mengen, wie es hier benöthigt wurde, sehr schwer beschaffen.

1) Die von Teodoresco für obige drei Pflanzen gemachten Angaben sind der sehr verschiedenen Versuchsdauer wegen nicht wohl vergleichbar. Da die belichteten Versuchspflanzen während der langen Dauer der Versuche reichlich Assimilate erzeugen konnten, musste ein indirecter Einfluss des Lichtes auf das Wurzelwachsthum zur Geltung kommen und die Resultate störend beeinflussen (vergl. Strehl, Untersuchungen über d. Längenwachsthum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes, 1874, bes. p. 24). — Was speciell *Lepidium sativum* betrifft, so hatte schon Morgen (Ueber den Assimilationsprocess in der keimenden Kresse [*Lepidium sativum* L.]", Botan. Ztg. 1877, p. 553 ff.) bei einer Reihe von Versuchen, welche über mehr als einen Monat ausgedehnt wurden, gefunden, dass Steigerung der Licht-Intensität das Längenwachsthum der Wurzeln und ihre Zunahme an organischem Trockengewichte günstig beeinflusst. Er sagt aber auf p. 590 ausdrücklich: „Wenn die Wurzeln von vorn nach hinten (d. h. bei steigender Entfernung vom Fenster. Ref.) an Länge abnehmen, so mag dies einerseits seinen Grund in ungenügender, absolut geringerer Menge von Baumaterial überhaupt haben; andererseits könnte es seinen Grund auch darin haben, dass der längere Stengel in einem solchen Falle relativ mehr Material beanspruchte." Dieser Erklärung schliesst sich auch Pfeffer (Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., II (1881), p. 137) an.

Die Samen wurden nach kurzem Anquellen zunächst in feuchtes, in einem hohen Kasten befindliches Sägemehl gebracht. Nachdem die Wurzeln bei geradlinigem Wachsthum eine passende Länge erreicht hatten, wurden sie vorsichtig in mit Wasser gefüllte Schalen gelegt. Hier fand die Auswahl annähernd gleich weit entwickelter Exemplare für beide Parallel-Serien statt, und hier wurden die genauen Messungen vorgenommen. Als Marke für den Nullpunkt wurden dicht unterhalb der Grenze des Hypokotyls sehr feine Nadeln aus rothem Glase quer durch die Aussenrinde gesteckt. Eine irgend bemerkbare Schädigung der Keimpflanze fand hierdurch nicht statt. Die für diesen Zweck gewöhnlich verwendeten Tuschmarken sind leicht verwischbar. Sie können, wie ich erfahren musste, die Resultate ganzer Versuchsreihen unbrauchbar machen.

Um nicht eine der beiden Parallel-Serien in der Versuchsdauer zu bevorzugen, wurde darauf geachtet, dass immer abwechselnd die Wurzel je eines für die Lichtkultur und eines für die Dunkelkultur bestimmten Keimpflänzchens gemessen und in den Deckel gesteckt wurde.

Die Cylindergläser standen nebeneinander in geringer Entfernung von einem grossen, nach Norden gerichteten Fenster. Die Temperatur des Wassers war unter diesen Umständen derjenigen der umgebenden Luft so ähnlich wie möglich und brauchte nicht besonders bestimmt zu werden.

Nach Schluss des Versuches wurde zuvörderst die Längenzunahme der Wurzeln, und zwar auch wieder abwechselnd bei den belichteten und verdunkelten Keimpflanzen, gemessen. Bei einigen der Versuche mit *Lupinus albus* wurden sodann von jeder Wurzel in 50 mm Entfernung vom Scheitel Querschnitte gemacht, und sowohl die Grösse ihres Gesammtdurchmessers als auch des Durchmessers ihres Centralcylinders auf mikrometrischem Wege bestimmt.

Von den angestellten Versuchen sollen im Folgenden nur diejenigen verwerthet werden, bei welchen sämmtliche Keimpflanzen sich ohne Störung entwickelten. Um dem Leser ein Urtheil über die der Ausführung gewidmete Sorgfalt zu ermöglichen, gebe ich je einen Versuch im Einzelnen wieder. Von den anderen sollen nur die Schlussergebnisse angeführt werden.

Versuch 1.

Beginn am 29. März, Schluss am 5. April 1900.

Der Deckel jedes Cylinderglases nahm 9 Keimpflanzen auf.

Die zu dem Versuche verwendeten 8 Cylindergläser waren in 4 Gruppen von je 2 vertheilt.

1. Gruppe. Das eine der beiden Gläser war in allen Theilen unbedeckt, gestattete also während des Tages überall den Zutritt von Licht; das andere Glas war durch eine übergestülpte Hülle aus dickem, innen geschwärztem Pappdeckel, deren unterer Rand von schwarzer Watte umgeben war, in allen Theilen verdunkelt.

2. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse ohne Unterbrechung verdunkelt. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

3. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse unbedeckt, empfingen also am Tage gleichmässig Licht. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

4. Gruppe. An sämmtlichen Keimlingen war bei Beginn des Versuches der eine Kotyledo und der epikotyle Keimspross entfernt worden[1]). Auch während der Versuchsdauer etwa hervortretende Adventivknospen wurden entfernt. Der übrigbleibende Kotyledo sammt dem oberen Theile des Hypokotyls war in beiden Gläsern verdunkelt. Die Wurzeln waren bei dem einen Glase dem Tageslichte ausgesetzt, bei dem anderen verdunkelt.

1. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	129	199	70	1	136	253	117
2	129	198	69	2	119	222	103
3	120	178	58	3	120	209	89
4	111	217	106	4	103	228	125
5	138	205	67	5	152	272	120
6	108	206	98	6	96	202	106
7	122	186	64	7	112	241	129
8	98	168	70	8	90	184	94
9	114	175	61	9	106	178	72
	1069	1732	663		1034	1989	955

1) Die Entfernung des Epikotyls unter Schonung beider Kotyledonen ist nicht ausführbar.

Die Samen wurden nach kurzem Anquellen zunächst in feuchtes, in einem hohen Kasten befindliches Sägemehl gebracht. Nachdem die Wurzeln bei geradlinigem Wachsthum eine passende Länge erreicht hatten, wurden sie vorsichtig in mit Wasser gefüllte Schalen gelegt. Hier fand die Auswahl annähernd gleich weit entwickelter Exemplare für beide Parallel-Serien statt, und hier wurden die genauen Messungen vorgenommen. Als Marke für den Nullpunkt wurden dicht unterhalb der Grenze des Hypokotyls sehr feine Nadeln aus rothem Glase quer durch die Aussenrinde gesteckt. Eine irgend bemerkbare Schädigung der Keimpflanze fand hierdurch nicht statt. Die für diesen Zweck gewöhnlich verwendeten Tuschmarken sind leicht verwischbar. Sie können, wie ich erfahren musste, die Resultate ganzer Versuchsreihen unbrauchbar machen.

Um nicht eine der beiden Parallel-Serien in der Versuchsdauer zu bevorzugen, wurde darauf geachtet, dass immer abwechselnd die Wurzel je eines für die Lichtkultur und eines für die Dunkelkultur bestimmten Keimpflänzchens gemessen und in den Deckel gesteckt wurde.

Die Cylindergläser standen nebeneinander in geringer Entfernung von einem grossen, nach Norden gerichteten Fenster. Die Temperatur des Wassers war unter diesen Umständen derjenigen der umgebenden Luft so ähnlich wie möglich und brauchte nicht besonders bestimmt zu werden.

Nach Schluss des Versuches wurde zuvörderst die Längenzunahme der Wurzeln, und zwar auch wieder abwechselnd bei den belichteten und verdunkelten Keimpflanzen, gemessen. Bei einigen der Versuche mit *Lupinus albus* wurden sodann von jeder Wurzel in 50 mm Entfernung vom Scheitel Querschnitte gemacht, und sowohl die Grösse ihres Gesammtdurchmessers als auch des Durchmessers ihres Centralcylinders auf mikrometrischem Wege bestimmt.

Von den angestellten Versuchen sollen im Folgenden nur diejenigen verwerthet werden, bei welchen sämmtliche Keimpflanzen sich ohne Störung entwickelten. Um dem Leser ein Urtheil über die der Ausführung gewidmete Sorgfalt zu ermöglichen, gebe ich je einen Versuch im Einzelnen wieder. Von den anderen sollen nur die Schlussergebnisse angeführt werden.

Versuch 1.

Beginn am 29. März, Schluss am 5. April 1900.

Der Deckel jedes Cylinderglases nahm 9 Keimpflanzen auf.

Die zu dem Versuche verwendeten 8 Cylindergläser waren in 4 Gruppen von je 2 vertheilt.

1. Gruppe. Das eine der beiden Gläser war in allen Theilen unbedeckt, gestattete also während des Tages überall den Zutritt von Licht; das andere Glas war durch eine übergestülpte Hülle aus dickem, innen geschwärztem Pappdeckel, deren unterer Rand von schwarzer Watte umgeben war, in allen Theilen verdunkelt.

2. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse ohne Unterbrechung verdunkelt. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

3. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse unbedeckt, empfingen also am Tage gleichmässig Licht. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

4. Gruppe. An sämmtlichen Keimlingen war bei Beginn des Versuches der eine Kotyledo und der epikotyle Keimspross entfernt worden[1]. Auch während der Versuchsdauer etwa hervortretende Adventivknospen wurden entfernt. Der übrigbleibende Kotyledo sammt dem oberen Theile des Hypokotyls war in beiden Gläsern verdunkelt. Die Wurzeln waren bei dem einen Glase dem Tageslichte ausgesetzt, bei dem anderen verdunkelt.

1. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	129	199	70	1	136	253	117
2	129	198	69	2	119	222	103
3	120	178	58	3	120	209	89
4	111	217	106	4	103	228	125
5	138	205	67	5	152	272	120
6	108	206	98	6	96	202	106
7	122	186	64	7	112	241	129
8	98	168	70	8	90	184	94
9	114	175	61	9	106	178	72
	1069	1732	**663**		1034	1989	**955**

1) Die Entfernung des Epikotyls unter Schonung beider Kotyledonen ist nicht ausführbar.

Die Samen wurden nach kurzem Anquellen zunächst in feuchtes, in einem hohen Kasten befindliches Sägemehl gebracht. Nachdem die Wurzeln bei geradlinigem Wachsthum eine passende Länge erreicht hatten, wurden sie vorsichtig in mit Wasser gefüllte Schalen gelegt. Hier fand die Auswahl annähernd gleich weit entwickelter Exemplare für beide Parallel-Serien statt, und hier wurden die genauen Messungen vorgenommen. Als Marke für den Nullpunkt wurden dicht unterhalb der Grenze des Hypokotyls sehr feine Nadeln aus rothem Glase quer durch die Aussenrinde gesteckt. Eine irgend bemerkbare Schädigung der Keimpflanze fand hierdurch nicht statt. Die für diesen Zweck gewöhnlich verwendeten Tuschmarken sind leicht verwischbar. Sie können, wie ich erfahren musste, die Resultate ganzer Versuchsreihen unbrauchbar machen.

Um nicht eine der beiden Parallel-Serien in der Versuchsdauer zu bevorzugen, wurde darauf geachtet, dass immer abwechselnd die Wurzel je eines für die Lichtkultur und eines für die Dunkelkultur bestimmten Keimpflänzchens gemessen und in den Deckel gesteckt wurde.

Die Cylindergläser standen nebeneinander in geringer Entfernung von einem grossen, nach Norden gerichteten Fenster. Die Temperatur des Wassers war unter diesen Umständen derjenigen der umgebenden Luft so ähnlich wie möglich und brauchte nicht besonders bestimmt zu werden.

Nach Schluss des Versuches wurde zuvörderst die Längenzunahme der Wurzeln, und zwar auch wieder abwechselnd bei den belichteten und verdunkelten Keimpflanzen, gemessen. Bei einigen der Versuche mit *Lupinus albus* wurden sodann von jeder Wurzel in 50 mm Entfernung vom Scheitel Querschnitte gemacht, und sowohl die Grösse ihres Gesammtdurchmessers als auch des Durchmessers ihres Centralcylinders auf mikrometrischem Wege bestimmt.

Von den angestellten Versuchen sollen im Folgenden nur diejenigen verwerthet werden, bei welchen sämmtliche Keimpflanzen sich ohne Störung entwickelten. Um dem Leser ein Urtheil über die der Ausführung gewidmete Sorgfalt zu ermöglichen, gebe ich je einen Versuch im Einzelnen wieder. Von den anderen sollen nur die Schlussergebnisse angeführt werden.

Versuch 1.

Beginn am 29. März, Schluss am 5. April 1900.

Der Deckel jedes Cylinderglases nahm 9 Keimpflanzen auf.

Die zu dem Versuche verwendeten 8 Cylindergläser waren in 4 Gruppen von je 2 vertheilt.

1. Gruppe. Das eine der beiden Gläser war in allen Theilen unbedeckt, gestattete also während des Tages überall den Zutritt von Licht; das andere Glas war durch eine übergestülpte Hülle aus dickem, innen geschwärztem Pappdeckel, deren unterer Rand von schwarzer Watte umgeben war, in allen Theilen verdunkelt.

2. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse ohne Unterbrechung verdunkelt. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

3. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse unbedeckt, empfingen also am Tage gleichmässig Licht. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

4. Gruppe. An sämmtlichen Keimlingen war bei Beginn des Versuches der eine Kotyledo und der epikotyle Keimspross entfernt worden[1]). Auch während der Versuchsdauer etwa hervortretende Adventivknospen wurden entfernt. Der übrigbleibende Kotyledo sammt dem oberen Theile des Hypokotyls war in beiden Gläsern verdunkelt. Die Wurzeln waren bei dem einen Glase dem Tageslichte ausgesetzt, bei dem anderen verdunkelt.

1. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	129	199	70	1	136	253	117
2	129	198	69	2	119	222	103
3	120	178	58	3	120	209	89
4	111	217	106	4	103	228	125
5	138	205	67	5	152	272	120
6	108	206	98	6	96	202	106
7	122	186	64	7	112	241	129
8	98	168	70	8	90	184	94
9	114	175	61	9	106	178	72
	1069	1732	**663**		1034	1989	**955**

1) Die Entfernung des Epikotyls unter Schonung beider Kotyledonen ist nicht ausführbar.

Die Samen wurden nach kurzem Anquellen zunächst in feuchtes, in einem hohen Kasten befindliches Sägemehl gebracht. Nachdem die Wurzeln bei geradlinigem Wachsthum eine passende Länge erreicht hatten, wurden sie vorsichtig in mit Wasser gefüllte Schalen gelegt. Hier fand die Auswahl annähernd gleich weit entwickelter Exemplare für beide Parallel-Serien statt, und hier wurden die genauen Messungen vorgenommen. Als Marke für den Nullpunkt wurden dicht unterhalb der Grenze des Hypokotyls sehr feine Nadeln aus rothem Glase quer durch die Aussenrinde gesteckt. Eine irgend bemerkbare Schädigung der Keimpflanze fand hierdurch nicht statt. Die für diesen Zweck gewöhnlich verwendeten Tuschmarken sind leicht verwischbar. Sie können, wie ich erfahren musste, die Resultate ganzer Versuchsreihen unbrauchbar machen.

Um nicht eine der beiden Parallel-Serien in der Versuchsdauer zu bevorzugen, wurde darauf geachtet, dass immer abwechselnd die Wurzel je eines für die Lichtkultur und eines für die Dunkelkultur bestimmten Keimpflänzchens gemessen und in den Deckel gesteckt wurde.

Die Cylindergläser standen nebeneinander in geringer Entfernung von einem grossen, nach Norden gerichteten Fenster. Die Temperatur des Wassers war unter diesen Umständen derjenigen der umgebenden Luft so ähnlich wie möglich und brauchte nicht besonders bestimmt zu werden.

Nach Schluss des Versuches wurde zuvörderst die Längenzunahme der Wurzeln, und zwar auch wieder abwechselnd bei den belichteten und verdunkelten Keimpflanzen, gemessen. Bei einigen der Versuche mit *Lupinus albus* wurden sodann von jeder Wurzel in 50 mm Entfernung vom Scheitel Querschnitte gemacht, und sowohl die Grösse ihres Gesammtdurchmessers als auch des Durchmessers ihres Centralcylinders auf mikrometrischem Wege bestimmt.

Von den angestellten Versuchen sollen im Folgenden nur diejenigen verwerthet werden, bei welchen sämmtliche Keimpflanzen sich ohne Störung entwickelten. Um dem Leser ein Urtheil über die der Ausführung gewidmete Sorgfalt zu ermöglichen, gebe ich je einen Versuch im Einzelnen wieder. Von den anderen sollen nur die Schlussergebnisse angeführt werden.

Versuch 1.

Beginn am 29. März, Schluss am 5. April 1900.

Der Deckel jedes Cylinderglases nahm 9 Keimpflanzen auf.

Die zu dem Versuche verwendeten 8 Cylindergläser waren in 4 Gruppen von je 2 vertheilt.

1. Gruppe. Das eine der beiden Gläser war in allen Theilen unbedeckt, gestattete also während des Tages überall den Zutritt von Licht; das andere Glas war durch eine übergestülpte Hülle aus dickem, innen geschwärztem Pappdeckel, deren unterer Rand von schwarzer Watte umgeben war, in allen Theilen verdunkelt.

2. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse ohne Unterbrechung verdunkelt. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

3. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse unbedeckt, empfingen also am Tage gleichmässig Licht. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

4. Gruppe. An sämmtlichen Keimlingen war bei Beginn des Versuches der eine Kotyledo und der epikotyle Keimspross entfernt worden[1]). Auch während der Versuchsdauer etwa hervortretende Adventivknospen wurden entfernt. Der übrigbleibende Kotyledo sammt dem oberen Theile des Hypokotyls war in beiden Gläsern verdunkelt. Die Wurzeln waren bei dem einen Glase dem Tageslichte ausgesetzt, bei dem anderen verdunkelt.

1. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	129	199	70	1	136	253	117
2	129	198	69	2	119	222	103
3	120	178	58	3	120	209	89
4	111	217	106	4	103	228	125
5	138	205	67	5	152	272	120
6	108	206	98	6	96	202	106
7	122	186	64	7	112	241	129
8	98	168	70	8	90	184	94
9	114	175	61	9	106	178	72
	1069	1732	**663**		1034	1989	**955**

1) Die Entfernung des Epikotyls unter Schonung beider Kotyledonen ist nicht ausführbar.

Die Samen wurden nach kurzem Anquellen zunächst in feuchtes, in einem hohen Kasten befindliches Sägemehl gebracht. Nachdem die Wurzeln bei geradlinigem Wachsthum eine passende Länge erreicht hatten, wurden sie vorsichtig in mit Wasser gefüllte Schalen gelegt. Hier fand die Auswahl annähernd gleich weit entwickelter Exemplare für beide Parallel-Serien statt, und hier wurden die genauen Messungen vorgenommen. Als Marke für den Nullpunkt wurden dicht unterhalb der Grenze des Hypokotyls sehr feine Nadeln aus rothem Glase quer durch die Aussenrinde gesteckt. Eine irgend bemerkbare Schädigung der Keimpflanze fand hierdurch nicht statt. Die für diesen Zweck gewöhnlich verwendeten Tuschmarken sind leicht verwischbar. Sie können, wie ich erfahren musste, die Resultate ganzer Versuchsreihen unbrauchbar machen.

Um nicht eine der beiden Parallel-Serien in der Versuchsdauer zu bevorzugen, wurde darauf geachtet, dass immer abwechselnd die Wurzel je eines für die Lichtkultur und eines für die Dunkelkultur bestimmten Keimpflänzchens gemessen und in den Deckel gesteckt wurde.

Die Cylindergläser standen nebeneinander in geringer Entfernung von einem grossen, nach Norden gerichteten Fenster. Die Temperatur des Wassers war unter diesen Umständen derjenigen der umgebenden Luft so ähnlich wie möglich und brauchte nicht besonders bestimmt zu werden.

Nach Schluss des Versuches wurde zuvörderst die Längenzunahme der Wurzeln, und zwar auch wieder abwechselnd bei den belichteten und verdunkelten Keimpflanzen, gemessen. Bei einigen der Versuche mit *Lupinus albus* wurden sodann von jeder Wurzel in 50 mm Entfernung vom Scheitel Querschnitte gemacht, und sowohl die Grösse ihres Gesammtdurchmessers als auch des Durchmessers ihres Centralcylinders auf mikrometrischem Wege bestimmt.

Von den angestellten Versuchen sollen im Folgenden nur diejenigen verwerthet werden, bei welchen sämmtliche Keimpflanzen sich ohne Störung entwickelten. Um dem Leser ein Urtheil über die der Ausführung gewidmete Sorgfalt zu ermöglichen, gebe ich je einen Versuch im Einzelnen wieder. Von den anderen sollen nur die Schlussergebnisse angeführt werden.

Versuch 1.

Beginn am 29. März, Schluss am 5. April 1900.

Der Deckel jedes Cylinderglases nahm 9 Keimpflanzen auf.

Die zu dem Versuche verwendeten 8 Cylindergläser waren in 4 Gruppen von je 2 vertheilt.

1. Gruppe. Das eine der beiden Gläser war in allen Theilen unbedeckt, gestattete also während des Tages überall den Zutritt von Licht; das andere Glas war durch eine übergestülpte Hülle aus dickem, innen geschwärztem Pappdeckel, deren unterer Rand von schwarzer Watte umgeben war, in allen Theilen verdunkelt.

2. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse ohne Unterbrechung verdunkelt. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

3. Gruppe. An den Keimlingen beider Gläser waren die Kotyledonen und der obere Theil der Keimsprosse unbedeckt, empfingen also am Tage gleichmässig Licht. Die Wurzeln des einen Glases waren belichtet, die des anderen verdunkelt.

4. Gruppe. An sämmtlichen Keimlingen war bei Beginn des Versuches der eine Kotyledo und der epikotyle Keimspross entfernt worden[1]). Auch während der Versuchsdauer etwa hervortretende Adventivknospen wurden entfernt. Der übrigbleibende Kotyledo sammt dem oberen Theile des Hypokotyls war in beiden Gläsern verdunkelt. Die Wurzeln waren bei dem einen Glase dem Tageslichte ausgesetzt, bei dem anderen verdunkelt.

1. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	129	199	70	1	136	253	117
2	129	198	69	2	119	222	103
3	120	178	58	3	120	209	89
4	111	217	106	4	103	228	125
5	138	205	67	5	152	272	120
6	108	206	98	6	96	202	106
7	122	186	64	7	112	241	129
8	98	168	70	8	90	184	94
9	114	175	61	9	106	178	72
	1069	1732	663		1034	1989	955

1) Die Entfernung des Epikotyls unter Schonung beider Kotyledonen ist nicht ausführbar.

2. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	129	226	97	1	143	245	102
2	116	195	79	2	122	230	108
3	121	201	80	3	111	221	110
4	106	169	63	4	104	194	90
5	130	211	81	5	155	269	114
6	109	182	73	6	111	240	129
7	118	194	76	7	110	203	93
8	90	153	63	8	85	215	130
9	119	181	62	9	122	221	99
	1038	1712	674		1063	2038	975

3. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm

4. Gruppe.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	137	209	72	1	127	205	78
2	117	184	67	2	113	225	112
3	117	172	55	3	120	233	113
4	98	159	61	4	115	235	120
5	119	183	64	5	131	188	57
6	108	180	72	6	107	174	67
7	114	176	62	7	112	207	95
8	78	163	85	8	86	166	80
9	111	195	84	9	116	196	80
	999	1621	622		1027	1829	802

Nach Schluss des Versuches wurden von allen 9 Keimwurzeln eines jeden der 8 Gläser in 50 mm Entfernung vom Scheitel Querschnitte ausgeführt und an denselben in der Richtung der grössten Ausdehnung des diarchen Holzkörpers

1. der Durchmesser des ganzen Querschnittes,
2. der Durchmesser des Centralcylinders gemessen.

Die folgenden Zahlen bedeuten die Zahl der Zwischenräume des benutzten Ocular-Mikrometers.

1. Gruppe.

Im Lichte: Durchmesser der ganzen Wurzel: 73, 70, 54, 67, 43, 79, 78, 83, 86 mm. — Mittel: 70,33 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 19, 25, 21, 19, 16, 27, 24, 27, 28 mm. — Mittel: 22,89 mm.

Im Dunkeln: Durchmesser der ganzen Wurzel: 51, 43, 46, 42, 51, 53, 47, 45, 49 mm. — Mittel: 47,44 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 20, 17, 17, 18, 21, 20, 19, 19, 19 mm. — Mittel: 18,89 mm.

2. Gruppe.

Im Lichte: Durchmesser der ganzen Wurzel: 60, 58, 81, 61, 76, 71, 55, 78, 66 mm. — Mittel: 67,33 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 23, 20, 25, 22, 23, 19, 19, 28, 24 mm. — Mittel: 22,56 mm.

Im Dunkeln: Durchmesser der ganzen Wurzel: 58, 43, 40, 45, 47, 43, 42, 41, 43 mm. — Mittel: 44,67 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 21, 17, 17, 18, 18, 18, 17, 17, 18 mm. — Mittel: 17,89 mm.

3. Gruppe.

Im Lichte: Durchmesser der ganzen Wurzel: 84, 92, 64, 99, 91, 54, 55, 67, 91 mm. — Mittel: 77,44 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 24, 26, 20, 30, 31, 20, 21, 22, 28 mm. — Mittel: 24,67 mm.

Im Dunkeln: Durchmesser der ganzen Wurzel: 64, 51, 46, 47, 43, 50, 49, 50 mm. — Mittel von 8[1]) Querschnitten: 50,0 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 19, 18, 18, 17, 17, 18, 18, 21 mm. — Mittel von 8[1]) Querschnitten: 18,25 mm.

4. Gruppe.

Im Lichte: Durchmesser der ganzen Wurzel: 63, 69, 56, 61, 66, 61, 48, 65, 61 mm. — Mittel: 61,11 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 23, 23, 21, 23, 22, 22, 18, 20, 21 mm. — Mittel: 21,44 mm.

Im Dunkeln: Durchmesser der ganzen Wurzel: 55, 49, 51, 59, 50, 51, 47, 66, 42 mm. — Mittel: 52,22 mm.

Durchmesser des Centralcylinders: 19, 18, 20, 23, 20, 17, 17, 26, 17 mm. — Mittel: 19,67 mm.

Versuch 2.

Beginn am 16. März, Schluss am 22. März 1900.
Versuchs-Anstellung genau wie bei Versuch 1.

A. Gesammt-Zuwachs in Richtung der Länge.

1. Gruppe.

Im Lichte: 598 mm. Im Dunkeln: 643 mm.

2. Gruppe.

Im Lichte: 565 mm. Im Dunkeln: 698 mm.

3. Gruppe.

Im Lichte: 557 mm. Im Dunkeln: 732 mm.

4. Gruppe.

Im Lichte: 636 mm. Im Dunkeln: 462 mm.

1) Einer der Querschnitte war bei der Untersuchung verloren gegangen.

B. Gesammt-Zuwachs in Richtung der Dicke.

1. Gruppe.

	Durchmesser der Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
Im Lichte:	76,83 mm	29,67 mm.
Im Dunkeln:	60,33 „	25,83 „

2. Gruppe.

	Durchmesser der Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
Im Lichte:	71,33 mm	29,50 mm.
Im Dunkeln:	60,0 „	26,60 „

3. Gruppe.

	Durchmesser der Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
Im Lichte:	73,83 mm	28,83 mm.
Im Dunkeln:	60,50 „	25,83 „

4. Gruppe[1]).

	Durchmesser der Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
Im Lichte:	55,67 mm	24,17 mm.
Im Dunkeln:	66,33 „	27,83 „

Versuch 3.

Beginn am 8. März, Schluss am 15. März 1900.
Versuchs-Anstellung wie bei Versuch 1 u. 2.

A. Gesammt-Zuwachs in Richtung der Länge.

1. Gruppe.

Im Lichte: 632 mm. Im Dunkeln: 978 mm.

2. Gruppe.

Im Lichte: 616 mm. Im Dunkeln: 875 mm.

3. Gruppe.

Im Lichte: 601 mm. Im Dunkeln: 1046 mm.

4. Gruppe.

Im Lichte: 634 mm. Im Dunkeln: 932 mm.

---

1) Gruppe 4 stellt nicht nur im Längenwachsthum, sondern auch im Dickenwachsthum eine Ausnahme dar.

B. Gesammt-Zuwachs in Richtung der Dicke.

Die Querschnitte, welche durch die Keimwurzeln aller 72 Versuchspflänzchen in 70 mm Entfernung vom Scheitel am Schlusse des Versuches ausgeführt worden waren, zeigten bei nicht unerheblichen individuellen Verschiedenheiten im Allgemeinen bei den belichteten Wurzeln einen erheblich grösseren Durchmesser (— in extremen Fällen bis auf mehr als das Doppelte —) als bei den verdunkelten. Auch in der Ausbildung des Leitbündels waren die belichteten Wurzeln den verdunkelten durchschnittlich um ein Geringes voraus. Genaue Messungen wurden nicht vorgenommen.

Versuch 4.

Um die Wurzeln von etwaigen secundären Beeinflussungen durch den Keimspross nach Möglichkeit zu befreien, führte ich 3 Versuche mit Keimlingen aus, deren Spross bald nach beginnendem Auswachsen der Wurzel nach der Pfeffer'schen Methode eingegypst war, und weitere 3, bei welchen er vollkommen entfernt war. Die Wurzel des Keimlings wurde bei den Versuchen 4 bis 6 durch die genau passende Oeffnung einer oben offenen Hülse aus steifem Papier hindurchgesteckt und ragte in das Wasser eines Erlenmeyer-Kolbens von $^1/_2$ l Gehalt. Die Hülse wurde dann mit einem frisch angerührten Gemenge von $^1/_2$ gebranntem Gyps und $^1/_2$ Wasser ausgegossen. Nach vollständigem Erhärten wurde an der Grenze von Wurzel und Hypokotyl eine dünne, rothe Glasnadel durch die Aussenrinde gesteckt und der Abstand zwischen ihr und der Wurzelspitze gemessen. Auch bei diesen und den folgenden Versuchen standen die Kulturen in geringer Entfernung von einem grossen nach Norden gerichteten Fenster. Nach Schluss des Versuches wurde die Gypshülle bei einer grösseren Zahl von Keimlingen entfernt. Es zeigte sich, dass der Keimspross selbst nach 6tägiger Umhüllung keinen dauernden Schaden gelitten hatte und sich in normaler Weise entfaltete.

In allen darauf untersuchten Pflänzchen enthielt die Wurzelspitze am Schlusse des Versuches noch Stärke.

Beginn des Versuches 4 am 9. August 1902 ca. 1 $^1/_2$ Uhr Nm. Zimmer-Temperatur 21,5° C.

Schluss des Versuches am 12. August ca. 1 Uhr Nm. Zimmer-Temperatur 22,5° C.

Nummer	Im Lichte			Nummer	Im Dunkeln		
	Wurzellänge am Beginne d. Versuches mm	Wurzellänge am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm		Wurzellänge am Beginne d. Versuches mm	Wurzellänge am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	19,0	71,0	52,0	1	23,0	93,0	70,0
2	21,0	62,5	41,5	2	22,5	72,5	50,0
3	19,5	82,0	62,5	3	19,0	85,0	66,0
4	27,0	89,5	62,5	4	23,5	77,5	54,0
5	24,5	87,0	62,5	5	24,0	83,5	59,5
6	20,0	73,5	53,5	6	19,5	60,0	40,5
7	23,5	67,5	44,0	7	23,5	90,5	67,0
8	19,5	66,5	47,0	8	21,0	108,0	87,0
9	20,5	59,0	38,5	9	20,0	74,0	54,0
10	23,5	74,0	50,5	10	23,0	86,0	63,0
	218,0	732,5	514,5		219,0	830,0	611,0

Versuch 5.

Beginn den 25. Juni 1902, ca. 3¼ Uhr Nm. Zimmer-Temperatur 20° C.

Schluss den 28. Juni, ca. 1 Uhr Nm. Zimmer-Temperatur 21,3° C.

Versuchs-Anstellung genau wie bei Versuch 4, nur dass die Zahl der Versuchspflänzchen im Lichte und im Dunkeln je 12 betrug. Auch in diesen und allen folgenden Versuchen wurden die Wurzelspitzen am Schlusse mit positivem Erfolge auf die Anwesenheit von Stärke geprüft.

	Im Lichte	Im Dunkeln
Länge sämmtlicher Wurzeln am Beginne des Versuches	240,5	246,5
Länge sämmtlicher Wurzeln am Schlusse des Versuches	681,0	945,8
Also Zuwachs	440,5	699,3

Versuch 6.

Beginn den 3. Juli 1902, ca. 11½ Uhr Vorm. Zimmer-Temperatur 21° C.

Schluss den 8. Juli, ca. 12½ Uhr. Zimmer-Temperatur 21° C.

Versuchs-Anstellung genau wie bei den Versuchen 4 und 5, nur dass ausserdem zwischen Beginn und Schluss, nämlich am 5. Juli ca. 2 Uhr Nm. eine Messung vorgenommen wurde. Die Zahl der Versuchs-Pflänzchen betrug wie bei Versuch 5, beiderseits 12.

	Im Lichte	Im Dunkeln
Länge sämmtlicher Wurzeln am Beginne des Versuches	390,5	389,4
Länge sämmtlicher Wurzeln zwischen Beginn und Schluss des Versuches	743,6	906,6
Länge sämmtlicher Wurzeln am Schlusse des Versuches	1065,6	1536,6
Also Zuwachs	**675,1**	**1147,2**

Versuch 7.

Dieser und die beiden folgenden Versuche wurden derart ausgeführt, dass die Wurzel durch einen Querschnitt vom Hypokotyl abgetrennt, und dass durch sie in Entfernung von etwa 2—3 mm unterhalb der Schnittfläche eine genügend lange Glasnadel durchgesteckt wurde, welche, über eine der Oeffnungen der vernickelten Deckel gelegt, die Wurzel in den grossen Eingangs beschriebenen Glasgefässen schwebend erhalten konnte. Um rasches Austrocknen der Schnittflächen zu verhüten, wurde über die Deckel der Glasgefässe je eine Krystallisirschale in verkehrter Stellung gestülpt.

Die Wurzeln wuchsen unter diesen Verhältnissen zwar langsam, aber doch genügend, um das Ergebniss klar hervortreten zu lassen. Die Prüfung auf Stärke zeigte am Schlusse, dass noch nicht alles für das Wachsthum verfügbare plastische Material

	Im Lichte				Im Dunkeln		
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches	Also Zuwachs	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches	Also Zuwachs
	mm	mm	mm		mm	mm	mm
1	43,8	51,2	7,4	1	41,5	66,9	25,4
2	31,0	39,9	8,9	2	29,0	38,4	9,4
3	41,8	58,0	16,2	3	42,0	54,0	12,0
4	32,6	43,0	10,4	4	32,4	44,9	12,5
5	41,1	53,1	12,0	5	38,1	60,9	22,8
6	32,9	32,9	0,0	6	36,0	48,5	12,5
7	33,9	48,1	14,2	7	37,8	48,1	10,3
8	33,7	44,9	11,2	8	33,9	47,7	13,8
9	28,6	38,1	9,5	9	33,6	47,2	13,6
10	27,8	36,8	9,0	10	26,4	42,3	15,9
11	28,2	41,7	13,5	11	28,4	40,9	12,5
12	28,9	40,9	12,0	12	30,0	45,3	15,3
13	31,9	43,0	11,1	13	31,9	42,9	11,0
14	26,9	37,9	11,0	14	27,1	37,7	10,6
15	28,0	41,3	13,3	15	30,0	41,3	11,3
16	32,8	43,0	10,2	16	28,0	37,8	9,8
17	25,0	26,5	1,5	17	25,0	36,6	11,6
18	32,9	40,0	7,1	18	26,0	33,7	7,7
19	20,6	32,1	11,5	19	27,8	38,4	10,6
20	24,8	26,7	1,9	20	24,0	49,2	25,2
21	20,6	31,4	10,8	21	19,0	24,2	5,2
22	20,2	24,1	3,9	22	21,9	29,1	7,2
23	24,3	30,6	6,3	23	25,4	33,1	7,7
24	27,1	35,1	8,0	24	28,0	34,0	6,0
25	23,3	32,7	9,4	25	22,4	35,0	12,6
26	21,2	23,1	1,9	26	20,7	22,8	2,1
27	24,0	28,1	4,1	27	25,4	43,2	17,8
28	28,9	31,4	2,5	28	29,3	39,1	9,8
29	30,8	41,8	11,0	29	37,5	53,0	15,5
30	31,1	40,9	9,8	30	28,0	37,9	9,9
	878,7	1138,3	**259,6**		886,5	1254,1	**367,6**

Versuch 8.

Derselbe wurde ebenso wie Versuch 7 angestellt; doch betrug die Zahl der Versuchsobjecte nur je 29. Da von den 30 belichteten Wurzeln eine verunglückt war, blieb die mit ihr correspondirende verdunkelte bei den Messungen unberücksichtigt.

Beginn des Versuches den 16. Juli 1902, 2 1/4 U. Nm. Zimmer-Temperatur 21° C.

Schluss des Versuches den 19. Juli, 12 1/2 U. Nm. Zimmer-Temperatur 21,7° C.

Am Schlusse des Versuches war noch Stärke in den Wurzelspitzen nachweisbar.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge sämmtlicher Wurzeln bei Beginn des Versuches	Länge sämmtlicher Wurzeln am Schlusse des Versuches	Also Zuwachs	Länge sämmtlicher Wurzeln bei Beginn des Versuches	Länge sämmtlicher Wurzeln am Schlusse des Versuches	Also Zuwachs
mm	mm	mm	mm	mm	mm
1354,9	1720,7	**365,8**	1338,1	1763,3	**425,2**

Versuch 9.

Versuchs-Anstellung wie bei den Versuchen 7 und 8; doch betrug die Zahl der Versuchsobjecte nur je 10.

Beginn: den 25. Mai 1900. Schluss: den 29. Mai 1900.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge sämmtlicher Wurzeln bei Beginn des Versuches	Länge sämmtlicher Wurzeln am Schlusse des Versuches	Also Zuwachs	Länge sämmtlicher Wurzeln bei Beginn des Versuches	Länge sämmtlicher Wurzeln am Schlusse des Versuches	Also Zuwachs
mm	mm	mm	mm	mm	mm
982	1043	61	1015	1086	71

2. *Lepidium sativum.*

Die Kleinheit der Keimpflänzchen und die hierdurch bedingte Gefahr, die Wurzeln beim Herausheben aus dem Wasser zum

leicht. Auf den Sand wurden in geringer Entfernung von dem einen Ende der Platte eine bestimmte Zahl (im vorliegenden Falle je 10) gequollene Samen in annähernd gleichen und möglichst weiten Abständen derart gebracht, dass das Würzelchen, welches die Samenschale schon gesprengt hatte, nach dem entgegengesetzten Ende der Glasplatte schaute. Die Platten wurden nun einzeln in Cylindergläsern von 4,5 l Inhalt, deren Boden mit stark befeuchtetem Sande bedeckt war, in steiler Neigung so aufgestellt, dass die Wurzeln gleich anfangs abwärts gerichtet waren. Geotropische Krümmungen bei der Fortentwickelung waren dadurch ausgeschlossen.

Die sechs Cylindergläser wurden mit je einer Glasplatte bedeckt. Sie standen nebeneinander in geringer Entfernung von einem grossen Nordfenster, vollständig geschützt vor directer Besonnung. Drei von ihnen wurden dem diffusen Lichte ausgesetzt; die drei anderen wurden durch eine übergestülpte Papphülle verdunkelt.

Bevor die Glasplatten in die Cylindergläser gestellt wurden, liess ich sie etwa 5 Minuten bei geringerer Neigung stehen, damit das überschüssige Wasser abtropfe und der Sand um so sicherer an dem Glase hafte.

Die Entwickelung der Keimpflänzchen erfolgte auf dem feuchten Sande in durchaus normaler Weise. Die Würzelchen wuchsen auf der Oberfläche des Sandes fort, und es konnten jederzeit Messungen mit Hilfe des Zirkels vorgenommen werden, ohne die Pflänzchen zu verletzen. Freilich sind bei dieser Art der Versuchsanstellung Wurzel und Spross der Keimpflanzen immer gleichzeitig belichtet, resp. verdunkelt; doch würde eine getrennte Behandlung beider nach dem bei *Lupinus* angewandten Verfahren sehr viel grössere praktische Schwierigkeiten bieten als bei den Leguminosen-Keimlingen. Dafür lassen sich aber nach den eben beschriebenen Methoden Kulturen abgetrennter Wurzeln leichter ausführen als nach der bei *Lupinus* angewandten. Das Eingypsen des Hypokotyls sammt den Kotyledonen bietet bei *Lepidium sativum* so viele Schwierigkeiten, dass ich darauf verzichtete.

Es sei noch hervorgehoben, dass, wie ich mich durch mikroskopische Untersuchung von Wurzel-Querschnitten überzeugte, die Grenze von Wurzel und Hypokotyl bei *Lepidium sativum* durch die Wurzelhaare, welche sich in dichter Bürste über den Sand erheben, sehr deutlich gekennzeichnet ist. Eine genaue Ausführung der Messungen wird hierdurch sehr erleichtert.

Versuch 10.

Beginn: den 10. Juli 1902, 1 1/2 U. Nm. Temperatur: 21,3° C. Schluss: für 4 Gläser mit je 10 Pflänzchen den 11. Juli, 12 1/2 U. Nm., Temperatur 21° C.; für 2 Gläser mit je 10 Pflänzchen den 12. Juli, 12 1/2 U. Nm. Temperatur 20,3° C.

Nummer	Längenzuwachs von 20 Keimlingen nach 23 Stunden im Lichte		Nummer	Längenzuwachs von 20 Keimlingen nach 23 Stunden im Dunkeln	
	Wurzeln	Hypokotyle		Wurzeln	Hypokotyle
1	13,4 mm	6,8 mm	1	16,1 mm	5,3 mm
2	14,1 „	7,3 „	2	13,1 „	6,2 „
3	11,9 „	5,9 „	3	18,1 „	7,5 „
4	11,7 „	4,3 „	4	15,5 „	5,0 „
5	13,6 „	5,4 „	5	16,0 „	7,3 „
6	12,6 „	4,5 „	6	13,6 „	5,9 „
7	12,1 „	5,9 „	7	14,7 „	5,6 „
8	11,0 „	5,8 „	8	13,0 „	6,5 „
9	15,2 „	5,7 „	9	13,8 „	6,8 „
10	12,3 „	5,4 „	10	16,2 „	7,7 „
11	13,2 „	5,1 „	11	12,9 „	3,9 „
12	17,1 „	6,6 „	12	14,5 „	4,3 „
13	14,2 „	5,9 „	13	16,1 „	6,6 „
14	13,0 „	6,3 „	14	12,5 „	6,1 „
15	15,0 „	7,4 „	15	15,9 „	6,1 „
16	18,1 „	6,2 „	16	12,2 „	4,5 „
17	15,1 „	6,5 „	17	18,0 „	7,0 „
18	14,6 „	5,7 „	18	13,6 „	5,6 „
19	16,3 „	5,9 „	19	13,3 „	7,5 „
20	17,0 „	5,0 „	20	12,6 „	3,6 „
	281,5 mm	117,6 mm		291,7 mm	119,0 mm

Nummer	Längenzuwachs von 10 Keimlingen nach 47 Stunden im Lichte		Nummer	Längenzuwachs von 10 Keimlingen nach 47 Stunden im Dunkeln	
	Wurzeln	Hypokotyle		Wurzeln	Hypokotyle
1	42,0 mm	7,1 mm	1	32,7 mm	12,5 mm
2	39,7 „	8,5 „	2	50,0 „	15,9 „
3	42,8 „	10,4 „	3	40,8 „	9,3 „
4	30,5 „	6,5 „	4	35,0 „	11,9 „
5	39,0 „	7,2 „	5	47,3 „	12,5 „
6	42,2 „	6,9 „	6	45,0 „	14,0 „
7	35,5 „	7,5 „	7	36,7 „	9,0 „
8	41,3 „	7,2 „	8	40,7 „	10,3 „
9	42,8 „	10,3 „	9	49,1 „	13,7 „
10	27,0 „	9,2 „	10	38,4 „	9,7 „
	382,8 mm	80,8 mm		415,7 mm	118,8 mm

Versuch 11.

Beginn: den 7. Juli 1902, 1 U. Nm. Temp.: 20,5° C.
Schluss: für 4 Gläser mit je 10 Pflänzchen den 8. Juli, 2 U. Nm. Temp.: 21,0° C.
„ „ 2 „ „ „ „ „ den 9. Juli, 2¼ U. Nm. Temp.: 21,0° C.

Längen-Zuwachs von 20 Keimlingen nach 25 Stunden im Lichte		Längen-Zuwachs von 20 Keimlingen nach 25 Stunden im Dunkeln	
Wurzeln	Hypokotyle	Wurzeln	Hypokotyle
244,7 mm	117,8 mm	260,2 mm	120,8 mm

Längen-Zuwachs von 10 Keimlingen nach 48¾ Stunden im Lichte		Längen-Zuwachs von 10 Keimlingen nach 48¾ Stunden im Dunkeln	
Wurzeln	Hypokotyle	Wurzeln	Hypokotyle
326,4 mm	83,0 mm	342,1 mm	99,9 mm

Versuch 12.

Beginn: den 12. Juni 1902, 3 U. Nm. Temp.: 20° C.
Schluss: für 4 Gläser mit je 10 Pflänzchen den 13. Juni, 3 U. Nm. Temp.: 20,5° C.
„ „ 2 „ „ „ „ „ den 14. Juni, 12 U. M. Temp.: 20,5° C.

Längen-Zuwachs von 20 Keimlingen nach 24 Stunden im Lichte		Längen-Zuwachs von 20 Keimlingen nach 24 Stunden im Dunkeln	
Wurzeln	Hypokotyle	Wurzeln	Hypokotyle
210,8 mm	142,2 mm	242,7 mm	161,5 mm

Längen-Zuwachs von 10 Keimlingen nach 45 Stunden im Lichte		Längen-Zuwachs von 10 Keimlingen nach 45 Stunden im Dunkeln	
Wurzeln	Hypokotyle	Wurzeln	Hypokotyle
259,8 mm	77,7 mm	278,8 mm	107,3 mm

Bei den drei letzten Versuchen waren am Schlusse die Kotyledonen der belichteten Keimpflanzen schon deutlich ergrünt; es stand also den Wurzeln der Keimpflanzen ausser dem im Samen vorhandenen plastischen Materiale sehr wahrscheinlich auch secundär erzeugtes zur Verfügung. Es ist unter diesen Umständen um so bemerkenswerther, dass sie im Längenwachsthum hinter denen der verdunkelten Keimpflanzen zurückgeblieben waren.

In allen Keimpflanzen, sowohl belichteten als verdunkelten, war am Schlusse des Versuches noch Stärke in der Wurzelhaube nachweisbar.

Versuch 13.

Von einer grösseren Zahl von Keimlingen, welche in der auf p. 435 beschriebenen Art auf mit feuchtem Sande bedeckten Glas-

platten soweit erzogen waren, dass man in den Wurzeln eine für geringe Fortentwickelung genügende Menge von plastischem Materiale voraussetzen durfte, wurden die Wurzeln von 60 gesunden Exemplaren an der durch Aufhören der Wurzelhaare bezeichneten Grenze des Hypokotyles mit einer feinen Scheere abgetrennt und zu je 10 auf 6 bereit gehaltene, ähnliche Platten übertragen. Auf jeder Platte befanden sich die Wurzeln im oberen Theile in möglichst grossen Abständen nebeneinander. Ihre Spitzen waren gleich anfangs abwärts gerichtet. Jedes Glas war mit einer Scheibe bedeckt.

Aufstellung der Gefässe und Verdunkelung eines Theiles derselben wie bei den früheren Versuchen.

Beginn des Versuches am 3. Juli 1902, 1 U. Nm. Schluss des Versuches am 4. Juli, 2½ U. Nm. Zimmer-Temperatur 21,0° — 21,7° C.

Auch nach Schluss dieses und der beiden folgenden Versuche wurde in den Wurzelhauben noch Stärke vorgefunden.

	Im Lichte				Im Dunkeln		
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	9,6	11,6	2,0	1	10,1	12,8	2,7
2	11,2	13,7	2,5	2	14,1	15,6	1,5
3	10,5	12,0	1,5	3	13,5	15,6	2,1
4	12,3	13,5	1,2	4	12,2	14,3	2,1
5	11.2	11,8	0,6	5	11,8	14,3	2,5
6	11,5	11,7	0,2	6	11,0	12,8	1,8
7	13,5	15,6	2,1	7	9,8	11,4	1,6
8	11,7	14,2	2,5	8	11,4	13,0	1,6
9	13,0	15,3	2,3	9	11,3	12,3	1.0
10	13,0	15,5	2,5	10	11.8	14,0	2,2
11	11,0	11,9	0,9	11	12,2	14,2	2,0
12	11,7	13,1	1,4	12	12,2	13,8	1,6
13	13,0	14,3	1,3	13	12,3	15,0	2,7
14	11,6	12,4	0,8	14	11,0	14,3	3,3
15	8,0	8,6	0,6	15	12,9	14,3	1,4
16	10,0	10,9	0,9	16	10,4	11,9	1.5
17	10,4	12,0	1,6	17	11,5	12,5	1,0
18	10,0	11,1	1,1	18	11,0	12,0	1,0
19	9,7	11,7	2,0	19	10,0	12,1	2,1
	212,9	240,9	28,0		220,5	256,2	35,7

(Fortsetzung der Tabelle.)

Nummer	Im Lichte Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Im Dunkeln Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
Uebertrag.	212,9	240,9	28,0		220,5	256,2	35,7
20	9,3	10,4	1,1	20	12,6	14,6	2,0
21	12,9	14,3	1,4	21	11,1	13,3	2,2
22	11,0	12,0	1,0	22	13,0	14,8	1,8
23	9,6	11,0	1,4	23	13,6	15,8	2,2
24	12,0	12,6	0,6	24	11,1	13,2	2,1
25	12,0	12,1	0,1	25	12,0	13,0	1,0
26	11,5	12,3	0,8	26	10,2	11,0	0,8
27	12,3	13,5	1,2	27	12,1	14,5	2,4
28	12,8	14,0	1,2	28	9,5	10,9	1,4
29	10,1	11,7	1,6	29	12,8	13,9	1,1
30	10,5	11,6	1,1	30	8,1	10,0	1,9
	336,9	376,4	39,5		346,6	401,2	54,6

Versuch 14.

Genau ebenso wie Versuch 13 ausgeführt.

Beginn den 27. Juni 1902, 2½ U. Nm. Schluss den 28. Juni, 3 U. Nm.
Zimmer-Temperatur 20,5—21,3° C.

Im Lichte Länge der 30 Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der 30 Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Im Dunkeln Länge der 30 Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der 30 Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
248,3	276,3	28,0	263,3	293,3	30,0

Versuch 15.

Genau ebenso wie die Versuche 13 und 14 ausgeführt.

Beginn den 24. Juni 1902, 2 U. Nm. Schluss den 25. Juni, 1 U. Nm.
Zimmer-Temperatur nahezu 19,5° C.

Im Lichte Länge der 30 Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der 30 Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Im Dunkeln Länge der 30 Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der 30 Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
345,9	361,7	15,8	365,2	400,6	35,4

3. *Vicia sativa.*

Da bei dieser Art die für *Lepidium sativum* hervorgehobenen Bedenken in der Hauptsache wegfielen, kehrte ich bei den meisten Versuchen zu der bei *Lupinus* erprobten Versuchsanstellung zurück. Nur für die mit abgetrennten Wurzeln ausgeführten Versuche schien mir die Sandkultur bei dieser Art ebenso wie bei *Lepidium sativum* zuverlässiger zu sein, da das Aufhängen so dünner Wurzeln an quer durchgesteckten Glasnadeln leicht zum Verluste von Versuchsobjecten führen konnte.

Versuch 16.

Es wurden 60 Keimpflänzchen auf je 6 Gefässe von etwa $4^1/_2$ l Inhalt vertheilt. Ueber jede der 10 Oeffnungen der vernickelten Deckel war ein Cartonstückchen mit entsprechend engerer, gut passender Oeffnung gelegt, auf welchem die quer durch die Rinde der Wurzelbasis gesteckte, als Marke für die Messungen dienende Glasnadel ruhte. Die über dem Deckel befindlichen Theile der Keimpflanzen waren an allen 6 Gläsern durch eine übergestülpte Blechkappe verdunkelt; die unter ihm in Leitungswasser tauchenden Wurzeln waren bei 3 Gefässen belichtet, bei den 3 anderen verdunkelt.

Beginn: den 31. Juli 1902, $1^1/_2$ U. Nm.; Temp.: 21,3° C.
Schluss: den 4. August, $11^1/_2$ U. Vm.; Temp.: 20,5° C.

	Im Lichte				Im Dunkeln		
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	14,1	67,0	52,9	1	13,2	64,8	51,6
2	15,9	73,9	58,0	2	16,1	49,9	33,8
3	21,0	97,6	76,6	3	20,0	92,9	72,9
4	15,5	56,3	40,8	4	15,0	84,5	69,5
5	15,0	65,5	50,5	5	14,5	74,9	60,4
6	21,1	68,2	47,1	6	21,1	99,1	78,0
7	18,3	64,7	46,4	7	18,0	70,2	52,2
8	19,3	81,4	62,1	8	20,0	57,1	37,1
9	24,4	74,1	49,7	9	22,7	72,6	49,9
10	20,1	88,8	68,7	10	19,9	73,2	53,3
	184,7	737,5	552,8		180,5	739,2	558,7

(Fortsetzung der Tabelle.)

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
Uebertrag	184,7	737,5	552,8		180,5	739,2	558,7
11	21,1	66,9	45,8	11	21,0	86,6	65,6
12	16,8	57,0	40,2	12	16,3	77,9	61,6
13	29,2	93,9	64,7	13	28,8	108,2	79,4
14	17,8	43,1	25,3	14	17,0	94,0	77,0
15	20,4	87,8	67,4	15	20,9	88,3	67,4
16	19,0	58,7	39,7	16	17,2	73,1	55,9
17	20,0	65,6	45,6	17	20,1	58,9	38,8
18	16,4	48,2	31,8	18	17,8	93,8	76,0
19	17,8	69,8	52,0	19	17,0	60,2	43,2
20	25,9	64,8	38,9	20	27,1	98,8	71,7
21	24,0	90,0	66,0	21	23,9	89,3	65,4
22	24,0	68,4	44,4	22	25,0	111,1	86,1
23	28,1	108,9	80,8	23	28,0	113,9	85,9
24	27,6	94,9	67,3	24	26,2	97,9	71,7
25	18,5	71,3	52,8	25	18,7	99,0	80,3
26	20,9	70,5	49,6	26	21,1	78,4	57,3
27	18,0	86,1	68,1	27	17,9	83,1	65,2
28	17,8	79,9	62,1	28	17,1	77,3	60,2
29	16,0	74,5	58,5	29	15,3	79,9	64,6
30	23,9	85,5	61,6	30	23,2	104,3	81,1
	607,9	2223,3	1615,4		600,1	2513,2	1913,1

Versuch 17.

Versuchsanstellung genau wie bei Versuch 16.

Beginn: den 16. August 1902, 12 U. M.; Temp.: 20,4° C.
Schluss: den 19. August, 10½ U. Vm.; Temp.: 19,6° C.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
1122,6	2780,8	1658,2	1127,8	3128,6	2000,8

Versuch 18.

Versuchsanstellung genau wie bei Versuch 16 und 17.

Beginn: den 29. August 1902, 11 ½ U. Vm.: Temp.: 19,7° C.
Schluss: den 1. September, 9 ½ U. Vm.; Temp.: 21,2° C.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
1050,1	2209,9	**1159,8**	1054,8	2454,4	**1399,6**

Versuch 19.

Bei diesem und den beiden folgenden Versuchen wurden die von der Samenschale umschlossenen Theile der Keimpflanzen eingegypst. Die Gypspflöcke hatten denselben Umfang, wie bei den Versuchen 4—6 *(Lupinus albus)*. Auch im Uebrigen stimmte die Versuchsanstellung mit der dort beschriebenen überein. Am Schlusse jedes der drei Versuche wurden die Wurzelspitzen auf die Anwesenheit von Stärke mit positivem Erfolge untersucht und bei einigen Exemplaren festgestellt, dass die Keimpflänzchen nach Entfernung der Gypshülle sich normal fortentwickelten.

Im Lichte				Im Dunkeln			
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	26,4	63,0	36,6	1	28,6	76,0	47,4
2	26,0	56,9	30,9	2	25,1	74,5	49,4
3	29,0	61,8	32,8	3	29,7	87,1	57,4
4	21,2	61,1	39,9	4	24,5	64,8	40,3
5	26,8	74,0	47,2	5	29,1	80,0	50,9
6	29,0	69,0	40,0	6	28,8	85,1	56,3
7	20,8	61,8	41,0	7	21,1	60,0	38,9
8	38,4	87,3	48,9	8	34,9	92,6	57,7
9	32,3	71,9	39,6	9	29,4	85,5	56,1
10	28,7	65,0	36,3	10	26,5	68,2	41,7
11	22,6	67,7	45,1	11	22,5	69,9	47,4
12	20,5	57,3	36,8	12	23,1	56,1	33,0
	321,7	796,8	**475,1**		323,3	899,8	**576,5**

Ein irgend erheblicher Unterschied war im Querdurchmesser zwischen belichteten und verdunkelten Wurzeln mit blossem Auge nicht festzustellen. Von der Herstellung von Querschnittserien und deren mikrometrischer Messung wurde Abstand genommen.

Beginn des Versuches den 15. Juli 1902, 4. U. Nm.; Temp. 20,5° C.
Schluss des Versuches den 18. Juli, 12 1/2 U. Nm.; Temp. 21,5° C.

Versuch 20.

Beginn d. 21. Juli 1902, 12 1/2 U. Nm. — Temp. 21° C.
Schluss d. 23. Juli, 12 U. M. — Temp. 20,7° C.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
449,7	745,1	**295,4**	451,6	821,4	**369,8**

Versuch 21.

Beginn d. 25. Juli 1902, 1 U. Nm. — Temp. 20,7° C.
Schluss d. 28. Juli, 12 U. M. — Temp. 22,0° C.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
368,1	825,3	**457,2**	377,2	826,5	**449,3**

Versuch 22.

Dieser und die beiden nächsten Versuche sind genau nach dem Muster der Sandkulturen isolirter Wurzeln von *Lepidium sativum* (Versuche 13—15) ausgeführt worden. Am Schlusse jeder Versuchsreihe wurde festgestellt, dass in den Wurzelspitzen noch Stärke vorhanden war.

Beginn d. 26. Juli 1902, 2 1/2 U. Nm. — Temp. 21,3° C.
Schluss d. 28. Juli, 12 1/2 U. Nm. — Temp. 22,0° C.

	Im Lichte				Im Dunkeln		
Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm	Nummer	Länge der Wurzeln am Beginne d. Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse d. Versuches mm	Also Zuwachs mm
1	18,0	20,0	2,0	1	18,7	21,5	2,8
2	21,0	25,1	4,1	2	18,9	22,7	3,8
3	20,1	23,0	2,9	3	18,8	21,8	3,0
4	17,4	20,5	3,1	4	19,1	23,2	4,1
5	20,1	22,0	1,9	5	16,9	19,6	2,7
6	13,9	18,2	4,3	6	15,5	18,6	3,1
7	16,2	19,0	2,8	7	13,7	17,6	3,9
8	14,6	17,9	3,3	8	16,4	19,0	2,6
9	14,4	16,3	1,9	9	18,8	23,1	4,3
10	11,6	15,6	4,0	10	14,6	17,1	2,5
11	13,5	15,2	1,7	11	12,9	16,0	3,1
12	17,8	19,6	1,8	12	15,7	17,7	2,0
13	14,2	16,2	2,0	13	16,1	18,7	2,6
14	12,2	15,9	3,7	14	13,1	16,4	3,3
15	13,7	15,6	1,9	15	12,5	16,9	4,4
16	16,4	20,7	4,3	16	12,0	14,6	2,6
17	11,5	12,7	1,2	17	13,8	16,2	2,4
18	13,9	15,8	1,9	18	12,1	14,1	2,0
19	10,9	13,0	2,1	19	11,7	15,1	3,4
20	13,3	15,0	1,7	20	13,0	15,1	2,1
21	15,9	18,0	2,1	21	15,2	19,5	4,3
22	13,4	15,7	2,3	22	14,2	16,9	2,7
23	15,1	17,0	1,9	23	14,9	21,0	6,1
24	12,9	15,3	2,4	24	15,6	16,5	0,9
25	14,8	20,1	5,3	25	16,7	17,8	1,1
26	14,1	17,6	3,5	26	16,0	18,6	2,6
27	13,8	16,7	2,9	27	17,1	18,3	1,2
28	12,1	15,9	3,8	28	13,6	15,5	1,9
29	13,5	16,0	2,5	29	15,9	19,3	3,4
30	12,6	15,0	2,4	30	10,4	12,8	2,4
	442,9	524,6	81,7		453,9	541,2	87,3

Versuch 23. Beginn den 24. Septemb. 1902, 2 U. Nm. — Temp. 19,2° C. Schluss den 25. Septemb., 2½ U. Nm. — Temp. 19,0° C.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
585,2	645,4	60,2	582,0	658,3	76,3

Versuch 24.

Beginn d. 1. October 1902, $2^3/_4$ U. Nm. — Temp. 20,0° C.
Schluss d. 2. October, 3 U. Nm. — Temp. 20,7° C.

Im Lichte			Im Dunkeln		
Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm	Länge der Wurzeln am Beginne des Versuches mm	Länge der Wurzeln am Schlusse des Versuches mm	Also Zuwachs mm
587,3	630,9	43,6	584,4	641,7	57,3

Die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Der Einfluss des diffusen Tageslichtes auf das Längenwachsthum der Bodenwurzeln, welches nach den bisherigen Anschauungen nicht nur grosse Abweichungen zeigen, sondern sich bei verschiedenen Pflanzen sogar in entgegengesetztem Sinne geltend machen sollte, hat sich bei den 3, für unsere Untersuchung gewählten Pflanzen *(Lupinus albus, Lepidium sativum, Vicia sativa)*, welche diese Verschiedenheiten besonders deutlich zum Ausdruck bringen sollten, als im Wesentlichen gleichartig herausgestellt. Bis auf Weiteres, d. h. solange nicht Ausnahmen durch sorgfältige Untersuchung festgestellt sind, wird also der Satz Geltung haben müssen, dass diffuses Tageslicht das Längenwachsthum der Bodenwurzeln verzögert, Dunkelheit es begünstigt.

Diese Thatsache hat sich sowohl bei solchen Keimpflanzen nachweisen lassen, wo Wurzel und Hypokotyl den Einfluss des Lichtes, bezw. der Dunkelheit gleichsinnig erfuhren, als auch bei solchen, wo das Hypokotyl durchweg verdunkelt war und nur die Wurzel verschiedene Behandlung erfuhr. Auch da, wo durch Eingypsen der Keimspross in seiner Entwickelung behindert, oder wo er vollständig entfernt war, wo also correlative Beeinflussung der Wurzel durch den Spross ausgeschlossen war, blieben die belichteten Wurzeln den verdunkelten gegenüber im Längenwachsthum durchschnittlich zurück.

Das Maass der Verzögerung des Längenwachsthums scheint bei den 3 untersuchten Arten nicht das gleiche zu sein. Um hierüber Gewissheit zu erhalten und das Verhältniss, in welchem das Licht das Wurzel-Wachsthum bei verschiedenen Arten beeinflusst, genau beurtheilen zu können, müsste eine grosse Reihe von Parallelversuchen zu gleicher Zeit und unter gleichen äusseren Bedingungen durchgeführt werden.

2. An den Wurzeln von *Lupinus albus* hatte sich herausgestellt, dass mit einer Steigerung des Längenwachsthums sehr gewöhnlich eine Minderung des Dickenwachsthums und eine Verzögerung in der Ausbildung des Centralcylinders Hand in Hand ging und umgekehrt. Bei *Vicia sativa* und bei *Lepidium sativum* trat diese Erscheinung nicht mit gleicher Deutlichkeit hervor. Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, festzustellen, ob Längen- und Dickenwachsthum sich etwa derart compensiren, dass das organische Trockengewicht der im diffusen Lichte und im Dunkeln erzeugten Wurzelmasse das gleiche ist.

3. Bei allen auf das Wachsthum der Wurzeln bezüglichen Untersuchungen ist Bedacht darauf zu nehmen, dass eine möglichst grosse Zahl von Versuchspflanzen zur Untersuchung gelange, weil die individuellen Schwankungen sehr erhebliche sind. Durch Nichtbeachtung dieser Vorsichtsmaassregel mag ein Theil der abweichenden Resultate früherer Forscher verursacht sein. Um diese individuellen Schwankungen deutlich hervortreten zu lassen, habe ich von jeder Serie von 3 ähnlichen Versuchen die Ergebnisse des einen mit allen einzelnen Zahlen mitgetheilt. Bei den beiden anderen glaubte ich, mich mit Anführung des Schlussresultates begnügen zu sollen.

Hätte ich z. B. nur den Versuch 21 ausgeführt, so wäre ich zu dem Resultate gelangt, dass bei eingegypsten Keimpflanzen von *Vicia sativa* die Wurzeln im diffusen Lichte stärker in die Länge wachsen als im Dunkeln. Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der in übereinstimmender Weise angestellten Versuche 19 und 20 ergab sich das entgegengesetzte Resultat. Ebenso zeigte im Versuch 2 die Gruppe 4 eine nicht unerhebliche Begünstigung der belichteten Wurzeln, während in den drei anderen Gruppen ebenso, wie in allen 4 Gruppen der Versuche 1 und 3 das Gegentheil der Fall war. Auch hier trat die Gesetzmässigkeit erst in dem Endergebniss einer grösseren Versuchsreihe klar hervor.

Meinem früheren Assistenten, Herrn Privatdocenten Dr. Kolkwitz, welcher mir bei einigen der ersten Versuche behilflich war, und meinem jetzigen Assistenten, Herrn Dr. Seckt, welcher mich bei der Mehrzahl der anderen Versuche unterstützt hat, spreche ich hierdurch meinen Dank aus.

Zur Statolithentheorie des Geotropismus.

Von

G. Haberlandt.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

In der vorliegenden Abhandlung beabsichtige ich, einige anatomische und physiologische Thatsachen zusammenzustellen, die ich auf Grund eigener Untersuchungen zur Begründung und Ausgestaltung der Statolithentheorie des pflanzlichen Geotropismus vorbringen kann.

Nach der von mir[1]) und B. Němec[2]) vertretenen Auffassung erfolgt die Perception des Schwerkraftreizes in analoger Weise wie bei den Thieren, nämlich durch otocysten- resp. statocystenartige Perceptionsorgane. Zum Unterschiede von Noll, der schon früher, von dem gleichen Gedanken ausgehend, das geotropische Perceptionsorgan in die ruhende Hautschicht des Protoplasten hineinverlegt hat und sich dasselbe „in Form einer Centrosphäre mit einem Centrosom, von anderem specifischen Gewicht, als deren Saftraum“ vorstellt, identificiren wir die einzelne Statocyste — bei den höher entwickelten Pflanzen wenigstens — mit einer einzelnen Zelle, deren Stärkekörner passiv dem Zug der Schwerkraft folgen und derart den Statolithen entsprechen, während gewisse Theile der Plasmahaut dieser Zelle den Druck der Stärkekörner als Schwerkraftreiz percipiren, wenn die betreffenden Organe aus ihrer geo-

---

1) G. Haberlandt, Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900. — Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner, ebenda, Bd. XX, 1902.

2) B. Němec, Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, ebenda, Bd. XVIII, 1900. — Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901. — Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XX, 1902.

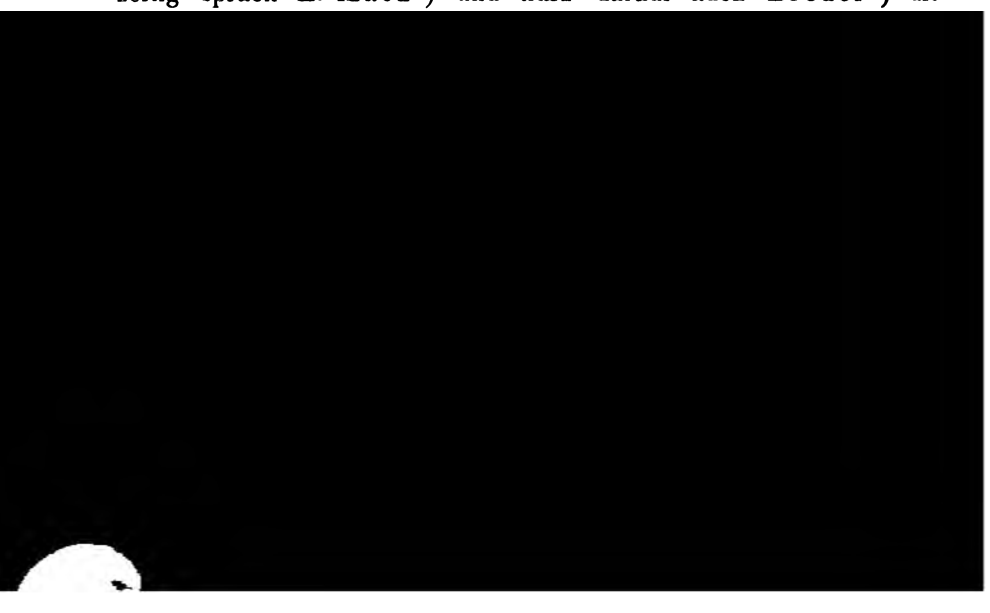
tropischen Gleichgewichtsstellung gebracht werden. Jedes geotropische Organ besitzt eine grössere Anzahl solcher „Statocysten", die in Stengeln und Blattstielen gewöhnlich die sogenannte Stärkescheide aufbauen (Haberlandt), in Wurzeln dagegen die Columella der Wurzelhaube bilden (Němec).

Bei vielen Pflanzen ist das geotropische Perceptionsorgan scharf differenzirt und erhebt sich zur Höhe eines wohlausgebildeten Sinnesorgans: die anatomisch-physiologische Arbeitstheilung ist strenge durchgeführt. Nicht selten aber lässt sich das reizpercipirende Gewebe von seiner Umgebung nicht scharf abgrenzen, auch Zellen mit anderer Hauptfunction können, soferne sie Stärkekörner oder überhaupt specifisch schwerere oder leichtere Körperchen besitzen, in den Dienst der Reizperception gestellt werden. Die Statolithentheorie umfasst auch diese Fälle, die nichts anderes vorstellen, als ein phylogenetisch älteres Stadium in der Ausbildung des geotropischen Perceptionsapparates.

I. Historisches.

Es dürfte manchem Pflanzenphysiologen nicht unerwünscht sein, wenn ich im folgenden eine kurze historische Darstellung der Statolithentheorie in der Thierphysiologie mittheile.

Nachdem Goltz[1]) im Jahre 1870 die Bogengänge des Ohrlabyrinthes als Sinnesorgan zur Erhaltung des Gleichgewichtes erkannt hatte, wurde seine Function von Ernst Mach, Breuer und Brown 1874 dahin präcisirt, dass es speciell zur Perception von Rotationsbewegungen, Winkelbeschleunigungen diene. Gleichzeitig sprach E. Mach[2]) und kurz darauf auch Breuer[3]) die



Er hat auch schon damals die Vermuthung geäussert, dass die sog. Gehörorgane der niederen Thiere mit ihren Otolithen vor allem Organe zur Empfindung der Bewegung und Lageveränderung seien.

Einige Jahre später (1877) hat sich dieser Auffassung C. v. Cyon angeschlossen, und im Jahre 1880 bezeichnete C. Chun[1]) den mit Otolithen versehenen Sinneskörper der Ctenophoren als ein Organ zur Regulirung der Ortsbewegung. Dann trat in der wissenschaftlichen Discussion dieses so wichtigen Problems eine längere Pause ein.

Erst im Jahre 1887 nämlich veröffentlichte Yves Delage[2]) eine Reihe experimenteller Untersuchungen über die „Otocysten" bei niederen Thieren, speciell bei Cephalopoden und Crustaceen. Er gelangte zu dem Ergebniss, dass die von den Zoologen bisher stets als Gehörorgane betrachteten Otocysten Organe sind, die dazu dienen, Abweichungen von der Gleichgewichtslage durch Uebertragung von Reizen auf das locomotorische System zu compensiren. Damit war der Grundgedanke der Mach-Breuer'schen Hypothese als richtig erwiesen.

Im selben Jahre (1887) theilte Th. Engelmann[3]) seine Ansicht über die Function der Otolithen der Ctenophoren mit und sprach am Schlusse seines Aufsatzes die Vermuthung aus, dass den im Thierreich so verbreiteten Otolithenorganen ganz allgemein die Function der Regulirung des Gleichgewichtes zukommen dürfte. Die experimentelle Bestätigung der von Engelmann betreffs der Otocysten der Ctenophoren geäusserten Vermuthung wurde einige Jahre später von Verworn[4]) erbracht, von dem auch der Vorschlag herrührt, die bisher gebräuchlichen Namen „Otolith" und „Otocyste" nunmehr fallen zu lassen und dafür die Ausdrücke „Statolith" und „Statocyste" zu gebrauchen. Indem Verworn am Schlusse seiner Abhandlung gleich Loeb den pflanzenphysiologischen Begriff „Geotropismus" auch auf die entsprechenden Bewegungen und Orientirungen der Thiere anwendet, gelangt er schliesslich zu dem Satze: „Das Statolithenorgan ist ein Organ, das die geotropischen Einstellungen vermittelt."

1) Carl Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, Leipzig 1880, p. 171 ff.

2) Yves Delage, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Archive de Zoologie experimentale, T. V, 1887.

3) Th. Engelmann, Ueber die Function der Otolithen. Zool. Anzeiger 1887.

4) Max Verworn, Gleichgewicht und Otolithenorgan. Pflüger's Archiv, 50. Bd., 1890.

Kurz vorher (1890) hatte auch Breuer[1]) den Gegenstand von neuem aufgegriffen. Er gelangte auf Grund eingehender Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass bei den Wirbelthieren „durch den Otolithenapparat progressive Beschleunigungen und die Lage des Kopfes im Raume zur Wahrnehmung" gelangen.

Schliesslich sind noch die Untersuchungen A. Kreidl's[2]) zu erwähnen, unter denen besonders der schöne, von S. Exner ersonnene „Versuch mit dem Magneten" bemerkenswerth ist. Schon im Jahre 1863 hat Hensen gefunden, dass gewisse Krebse (*Palaemon*-Arten) bei der Häutung ihre Otolithen verlieren und sich dann mit ihren Scheeren Sandtheilchen etc. als neue Otolithen in ihre Ohrblasen stopfen. Kreidl stellte nun dem *Palaemon* winzige Eisentheilchen als Otolithen zur Verfügung und fand dann, dass sich das Thier dem Magnetpole gegenüber so orientirt, dass seine Lage als Combinationswirkung der magnetischen Kraft und der Schwerkraft erscheint.

Auf pflanzenphysiologischem Gebiet musste der Statolithentheorie des Geotropismus selbstverständlich erst die von Frank, Sachs und Darwin angebahnte Erkenntniss vorausgehen, dass die geotropischen Vorgänge Reizerscheinungen sind. Diese Erkenntniss wurde ungefähr in demselben Zeitabschnitte — in den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts — gewonnen, in welchem die Statolithentheorie in der Thierphysiologie durch E. Mach und Breuer begründet wurde.

II. Die Stärkescheide, ihr Vorkommen und ihre Stellvertretung.

Als das typische Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz habe ich in den negativ geotropischen Stengeln die Stärkescheide bezeichnet.

Nach Widerlegung der von Sachs aufgestellten Ansicht, dass die Stärkescheide als Leitungsbahn fungire, hat Heine[3]) ihre Auf-

1) J. Breuer, Ueber die Function der Otolithenapparate. Pflüger's Archiv, 48. Bd., 1890.

2) A. Kreidl, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes, I. Mitth. Versuche an Fischen. Sitzungsberichte der Wiener Academie der Wissensch., Mathem.-naturw. Cl., 101. Bd., 1892. — II. Mitth. Versuche an Krebsen, ebenda, 102. Bd., 1893.

3) H. Heine, Ueber die physiologische Function der Stärkescheide. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900, p. 263.

gabe darin erblickt, dass sie als Speichergewebe für die angrenzenden, in Entwickelung begriffenen Bastbündel und Bastringe diene. Dass auch diese Auffassung nicht haltbar ist, wurde von mir schon in meiner ersten Mittheilung [1]) dargelegt. Ich brauche auf diesen Punkt an dieser Stelle umsoweniger einzugehen, als ich seither in einer Anzahl neuer Beobachtungen eine vollkommene Bestätigung meiner früheren Ausführungen gefunden habe.

Ebenso habe ich die anatomischen Thatsachen, welche zu Gunsten meiner Auffassung der Stärkescheide sprechen, bereits in meiner ersten Mittheilung namhaft gemacht. Es hat sich dabei herausgestellt, dass die Uebereinstimmung zwischen dem Bau der Stärkescheide und ihrer von mir angenommenen Function nichts zu wünschen übrig lässt. Auch dieser Punkt kann hier demnach unerörtert bleiben. Dagegen ist das Vorkommen der Stärkescheide und ihre Stellvertretung etwas eingehender zu besprechen.

Die Stärkescheide ist zwar bei der grossen Mehrzahl der Phanerogamen vorhanden, doch giebt es immerhin nicht wenige Arten, bei denen sie fehlt. Für die Statolithentheorie des Geotropismus ist es nun eine wichtige Frage, ob und in welcher Weise bei solchen Pflanzen die mangelnde Stärkescheide durch andere Zellgruppen mit beweglichen Stärkekörnern vertreten wird [2]).

In einer neueren Arbeit von Herm. Fischer [3]) über den Pericykel wird u. a. die Verbreitung der Stärkescheide besprochen. Unter 100 untersuchten Pflanzen aus den verschiedensten Familien besassen bloss 12 eine solche. Wenn diese Verhältnisszahl richtig wäre, so müssten berechtigte Zweifel bestehen, ob die Stärkescheide als das typische Perceptionsorgan für den Schwerkraftreiz gelten könne. Die Untersuchung der von H. Fischer namhaft gemachten Pflanzen, die angeblich keine Stärkescheide besitzen, lehrt aber sehr bald, dass das obige Zahlenverhältniss unrichtig ist. Fischer hat offenbar vollständig ausgewachsene Stengeltheile untersucht, die nicht mehr geotropisch krümmungsfähig sind und in denen, wie ich schon früher mitgetheilt habe [4]), die Stärkescheide in der Regel

1) Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900, p. 263.

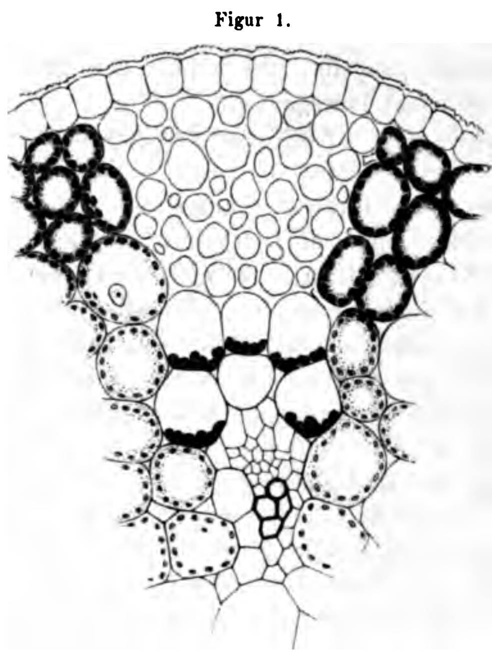
2) Diese Frage ist bereits von L. Jost (Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze, Biol. Centralbl., Bd. XXII, 1902, p. 173) mit den Worten aufgeworfen worden: „Wo liegen bewegliche Stärkekörner, wenn die Stärkescheide nicht entwickelt ist."

3) H. Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV.

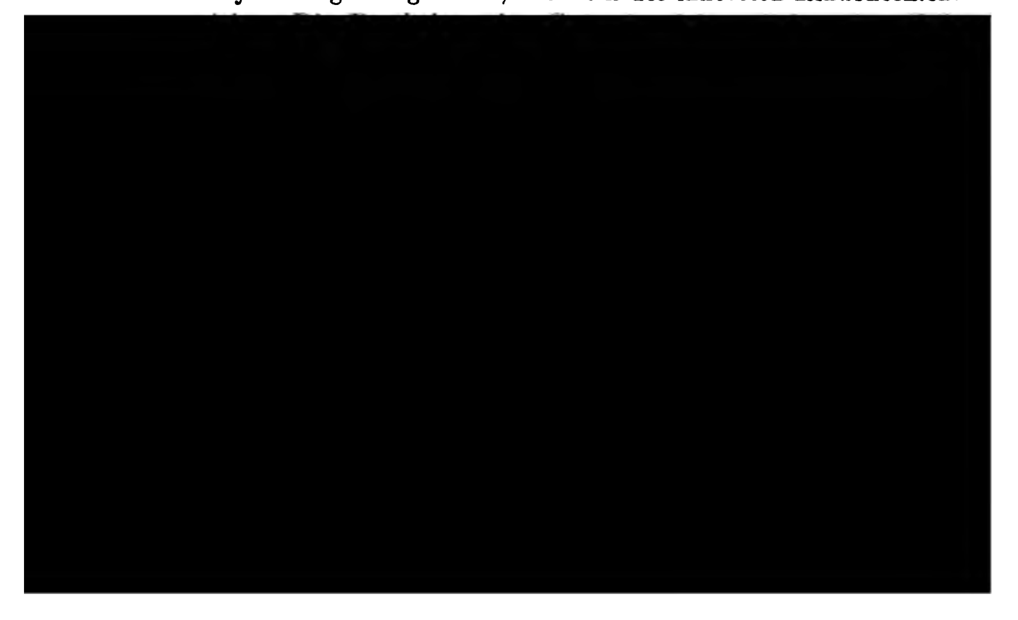
4) G. Haberlandt, Ueber die Perception des geotropischen Reizes. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 18. Bd., 1900, p. 264.

Im Blüthenschaft von *Arum ternatum* (Fig. 1) werden die subepidermalen Collenchymrippen von den darunter befindlichen Gefässbündeln durch grosszellige, sehr auffallende Stärkesicheln getrennt, die auf dem Querschnitt nur aus 5—6 Zellen bestehen; vor kleineren Gefässbündeln ist diese Sichel häufig auf zwei oder selbst nur eine Stärkezelle reducirt. Die Stärkekörner sind relativ gross, sehr leicht beweglich. Auch in diesem Falle fehlt jeder Anhaltspunkt, sie als Reservestärke aufzufassen. Die Chlorophyllkörner der angrenzenden Parenchymzellen sind stärkefrei. — Im beblätterten Stengel und Blüthenstiel von *Eschscholtzia californica* legen sich an die procambialen Bastbelege der Gefässbündel schöne Stärkesicheln an, mit grossen Zellen und grossen, leicht beweglichen Stärkekörnern. Dieselben grenzen nicht direct an das grüne Rindenparenchym; stets ist zwischen diesem und den Stärkesicheln noch eine grosszellige farblose Parenchymzelllage ausgebildet, die wohl der innersten Rindenschicht

Figur 1.



Stärkesichel aus dem Blüthenschaft von *Arum ternatum*.



über den kleineren Bündeln auf, fehlen aber vollständig über den procambialen Anlagen der Bastbelege, welche den grossen Gefässbündeln vorgelagert sind. Es geht daraus neuerdings hervor, dass die Stärkescheide nicht als Speichergewebe für sich entwickelnde Baststränge und Bastringe dienen kann; wenigstens ist dies nicht ihre Hauptfunction. — Die zwischen den grossen Gefässbündeln auftretenden Stärkezellreihen sind häufig durch stärkelose Zellen unterbrochen. Die Stärkekörner der Perceptionszellen sind ziemlich gross (5—6 μ im Durchmesser), kugelig, aus zahlreichen Theilkörnern zusammengesetzt und leicht beweglich.

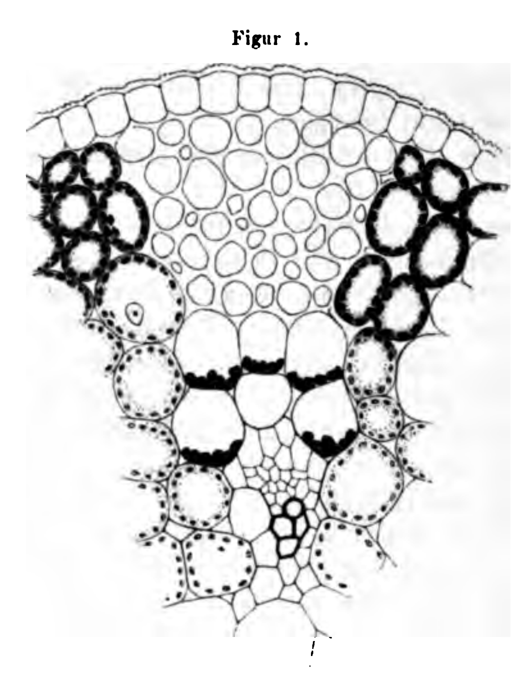
Noch weiter vorgeschritten ist die Auflösung der einheitlichen Stärkescheide bei *Urtica dioica.* Unter den vier breiten, mit schmalen Collenchymbändern ausgestatteten Kanten des Stengels treten alternirend 3 und 5 Blattspuren auf, denen an Stelle der Stärkescheide vereinzelte Stärkezellen vorgelagert sind; unter den Rinnen, resp. zwischen den Kanten fehlen sie. Einzelne Stärkezellen treten auch in den Rindenmarkstrahlen auf. Zwischen den Perceptionszellen, deren relativ grosse Stärkekörner sehr leicht beweglich sind, sowie über denselben enthalten die Chlorophyllkörner des Rindenparenchyms bloss winzige Stärkekörnchen. Auch das Mark enthält, namentlich um die Hadromtheile herum, zahlreiche kleine Stärkekörnchen, die aber stets regellos gelagert sind. Die Anzahl der stärkeführenden Perceptionszellen beträgt auf dem Querschnitt eines mittelstarken Stengels 120—150. An Längsschnitten sieht man, dass die auf dem Querschnitt vereinzelten Perceptionszellen in Längsreihen liegen. Die Zellen sind, wie so oft bei der typischen Stärkescheide, auffallend kurz, oft kürzer als breit.

Bei *Euphorbia palustris* ist gleichfalls keine geschlossene Stärkescheide vorhanden. Im inneren Theile des Rindenparenchyms liegen unregelmässig zerstreute Stärkezellen mit beweglichen Stärkekörnern, am häufigsten in der innersten Rindenschicht, die der typischen Stärkescheide entspricht, häufig aber auch in der zweit- oder drittvorletzten Schicht und in den Rindenmarkstrahlen. Die Stärkezellen sind auffallend kürzer als die angrenzenden stärkefreien Rindenzellen.

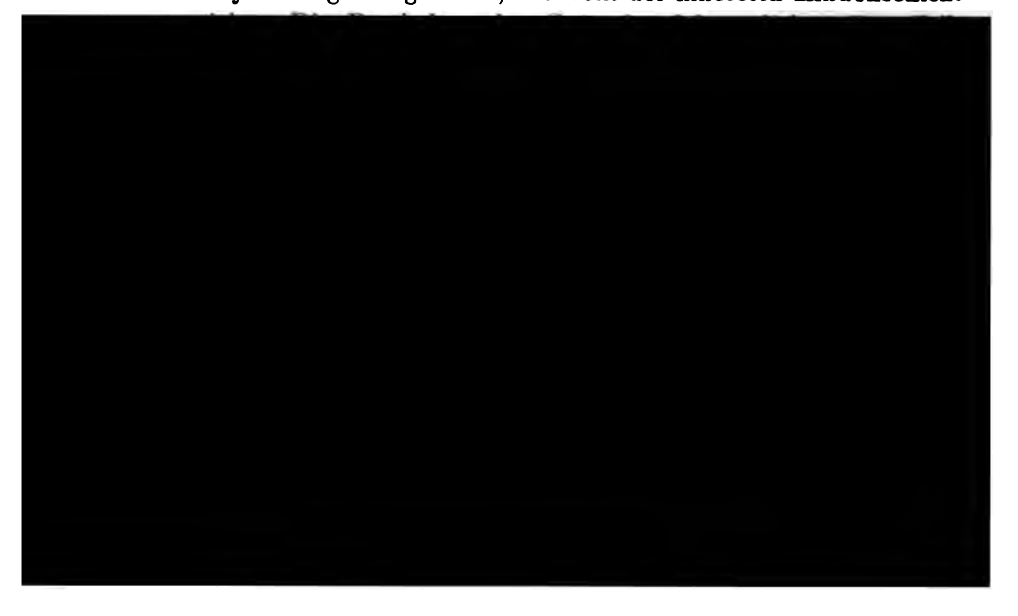
Nicht selten wird die Stärkescheide durch sichelförmige Stärkezellgruppen vertreten, die sich an die Leptom- oder Hadromseite der Gefässbündel anlegen. Solche „Stärkesicheln“ kommen, wie ich schon in einer früheren Mittheilung erwähnt habe, in den Blattknoten der Gräser vor, wo sie an die Hadromtheile grenzen.

Im Blüthenschaft von *Arum ternatum* (Fig. 1) werden die subepidermalen Collenchymrippen von den darunter befindlichen Gefässbündeln durch grosszellige, sehr auffallende Stärkesicheln getrennt, die auf dem Querschnitt nur aus 5—6 Zellen bestehen; vor kleineren Gefässbündeln ist diese Sichel häufig auf zwei oder selbst nur eine Stärkezelle reducirt. Die Stärkekörner sind relativ gross, sehr leicht beweglich. Auch in diesem Falle fehlt jeder Anhaltspunkt, sie als Reservestärke aufzufassen. Die Chlorophyllkörner der angrenzenden Parenchymzellen sind stärkefrei. — Im beblätterten Stengel und Blüthenstiel von *Eschscholtzia californica* legen sich an die procambialen Bastbelege der Gefässbündel schöne Stärkesicheln an, mit grossen Zellen und grossen, leicht beweglichen Stärkekörnern. Dieselben grenzen nicht direct an das grüne Rindenparenchym; stets ist zwischen diesem und den Stärkesicheln noch eine grosszellige farblose Parenchymzelllage ausgebildet, die wohl der innersten Rindenschicht

Figur 1.

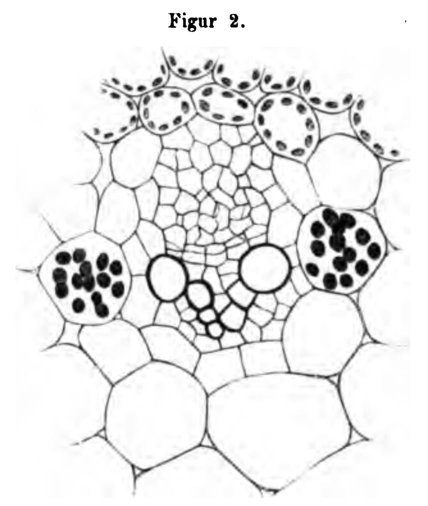


Stärkesichel aus dem Blüthenschaft von *Arum ternatum*.



Dafür treten zu beiden Seiten jedes Gefässbündels grosse Stärkezellen auf, meist 2—3 an jeder Seite, häufig aber auch nur eine, die mit grossen, kugeligen, zusammengesetzten und sehr leicht beweglichen Stärkekörnern ausgestattet sind. Ganz ähnlich verhält sich *R. Lingua*. Bei *R. arvensis* treten die Stärkezellen nicht bloss in Form von Belegen an den Gefässbündelflanken auf; vereinzelt finden sie sich auch an der Rindengrenze, also dort, wo sonst die Stärkescheide auftritt, und in den primären Markstrahlen.

Figur 2.



Querschnitt durch ein Gefässbündel von *Ranunculus acer*; an den Flanken die stärkeführenden Perceptionszellen.

Bei *Fumaria officinalis* treten die Stärkezellen gleichfalls an den Flanken der Gefässbündel auf, vereinzelt aber auch über dem Leptom; ferner sind die Stärkezellbelege nahe benachbarter Gefässbündel häufig durch Reihen ebensolcher Zellen miteinander verbunden, welche die primären Markstrahlen überbrücken. Interessant ist der Dimorphismus der Stärkezellen. In den Längsreihen, welche sie bilden, treten alternirend Lang- und Kurzzellen auf. Die ersteren sind $1\frac{1}{2}$—2 mal so lang als breit, die letzteren $1\frac{1}{2}$—3 mal so breit als lang, also von scheibenförmiger Gestalt. Beiderlei Zellen besitzen bewegliche Stärkekörner.

Bei *Chelidonium majus* sind die einzelnen Gefässbündel von Stärkescheiden umgeben. Allein nur an den Flanken der Bündel sind die Stärkekörner gross und leicht beweglich. Auf der Leptomseite sind sie kleiner und anscheinend weniger leicht beweglich; auf der Hadromseite noch kleiner und nicht beweglich [1]).

Zuweilen wird die Stärkescheide durch die primären Markstrahlen vertreten, deren Zellen grosse und leicht bewegliche Stärkekörner enthalten. Das ist z. B. bei *Thalictrum flavum* der Fall.

1) Wenn hier und an anderen Stellen von nicht beweglichen Stärkekörnern gesprochen wird, so ist damit natürlich nur gemeint, dass sie nicht dem Zug der Schwerkraft folgen.

Unter dem Rindenparenchym tritt ein schmaler Bastring auf, der durch nach innen vorspringende Bastrippen verstärkt ist, an die sich die verschieden tief in das Mark vorspringenden Gefässbündel anlegen. In der noch krümmungsfähigen Region enthalten die ziemlich schmalen Markstrahlen leicht bewegliche Stärkekörner. Bei *Papaver orientale* ist gleichfalls keine Stärkescheide vorhanden. Unter dem breiten Bastring treten die Gefässbündel in 2—3 unregelmässigen Reihen auf, zwischen denen das Grundparenchym grosse, leicht bewegliche Stärkekörner enthält.

Die angeführten Beispiele dürften genügen, um zu zeigen, dass bei jenen Pflanzenarten, denen eine typische, geschlossene Stärkescheide fehlt, stets Stärkezellen von verschiedener Lagerung vorhanden sind, die sich durch den Besitz relativ grosser, leicht beweglicher Stärkekörner auszeichnen und so als Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz, als Statocysten, dienen können.

III. Die Rückbildung des geotropischen Perceptionsapparates.

Die anatomische Beweisführung zu Gunsten der Statolithentheorie des Geotropismus hat u. a. auch solche Stengel und Wurzeln zu berücksichtigen, die nicht geotropisch sind. Man wird nach dieser Theorie erwarten dürfen, dass in solchen Organen die typischen Perceptionsorgane für den Schwerkraftreiz: die Stärkescheide, resp. die sie vertretenden Stärkezellgruppen in den Stengeln, die stärkehaltige Columella in den Wurzelhauben, fehlen. Dazu muss aber ausdrücklich bemerkt werden, dass das eventuelle Vorhandensein von Zellgruppen mit beweglichen Stärkekörnern in nicht geotropischen Organen kein ausschlaggebendes Argument gegen die Statolithentheorie abgeben kann. Denn nicht geotropische Stengel und Wurzeln stammen phylogenetisch sicher von geotropischen Organen ab; die Rückbildung des Perceptionsapparates kann sich zunächst im Verluste der Sensibilität der Plasmahäute äussern, während die Bildung beweglicher Stärkekörner noch länger fortdauert. Man kann deshalb einer histologisch ganz typisch ausgebildeten Stärkescheide oder Columella nicht ansehen, ob sie functionsfähig ist, oder nicht.

Was zunächst die nicht geotropischen Stengel und Zweige betrifft, so ist ihr Vorkommen weit seltener, als man auf Grund einfacher Beobachtungen im Freien meinen möchte.

Von den hängenden Zweigen der Trauerbäume hat A. B. Frank[1]) angenommen, dass sie gegenüber der Einwirkung der Schwerkraft indifferent seien. Dagegen wurde von Vöchting[2]) gezeigt, dass die später hängenden Zweige wenigstens „anfänglich" mehr oder minder negativ geotropisch sind; bloss bei *Fagus silvatica*, var. *pendula* zeigen die im Frühjahr entstehenden langen Sprosse „keine Spur von negativem Geotropismus". Vor kurzem hat auch Baranetzky[3]) den negativen Geotropismus der hängenden Zweige verschiedener Trauervarietäten constatirt und gleich Vöchting in der Belastung durch die Laubblätter die Hauptursache für das Herabhängen erblickt. Dass die Last des Laubes das geotropische Krümmungsbestreben überwindet, führt Baranetzky auf den schwächeren Bau (geringere Wanddicke) des Holzkörpers zurück, sowie schon vor längerer Zeit A. Tschirch[4]) bei *Fraxinus excelsior* var. *pendula* und *Salix caprea* var. *pendula* eine schwächere Ausbildung des mechanischen Systems der Rinde beobachtet hat.

Auch ich konnte feststellen, dass hängende und noch in Längenwachsthum begriffene Zweige von *Salix babylonica*, *Ulmus montana* var. *pendula*, *Pirus malus* var. *pendula* und *Sophora japonica* var. *pendula* nach ihrer künstlichen Entlaubung mehr oder minder auffallende geotropische Krümmungen zeigen. Die Versuche wurden zu Ende Juni durchgeführt; die Zweige sind also nicht nur „anfänglich" geotropisch. Dementsprechend fand ich bei allen untersuchten Arten in der Krümmungsregion eine Stärkescheide mit beweglichen Stärkekörnern ausgebildet.

Ganz ähnlich verhalten sich die hängenden Inflorescenzachsen von *Cytisus Laburnum*. Es ist nur die Last der Blüthen, welche die nicht hinreichend steifen Achsen in die hängende Lage bringt. Entfernt man die Blüthen noch nicht ganz ausgewachsener Achsen, so vermögen sich diese in horizontaler Stellung zu erhalten und zeigen nun in der Sandkammer nach 24 Stunden deutliche geotropische Aufwärtskrümmungen. Der Erhebungswinkel beträgt 10

---

1) A. B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868, p. 64.

2) H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich, II. Theil, Bonn 1884, p. 78 ff.

3) J. Baranetzky, Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89. Bd., 1901, p. 216 ff.

4) A. Tschirch, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, p. 315 ff.

bis 15°. Damit in Uebereinstimmung steht wieder das Vorhandensein einer typischen Stärkescheide.

Schon seit langem ist bekannt, dass die Zweige von *Viscum album* nicht, oder wenigstens nicht merklich geotropisch sind. Heurige, noch im Längenwachsthum begriffene Zweige von 1—2 cm Länge führten in der Sandkammer horizontal gestellt nicht die geringsten geotropischen Krümmungen aus. Die mikroskopische Untersuchung (Ende Juni) ergab, dass in der primären Rinde, den Markstrahlen und im Marke ziemlich reichlich kleine Stärkekörner auftreten, die in den Zellen gleichmässig vertheilt sind und dem Einfluss der Erdschwere nicht unterliegen. Eine Stärkescheide mit beweglichen Stärkekörnern ist nicht vorhanden; auch stellvertretende Stärkezellgruppen fehlen; die an die noch collenchymatischen Bastbündel angrenzenden Rindenzellen sind nicht anders gebaut und auch hinsichtlich ihres Stärkegehaltes nicht anders geartet als die übrigen Rindenzellen. In den 2—4jährigen Zweigen ist der Stärkereichthum, besonders der Rinde, viel grösser, doch kommt es auch hier, wie nicht anders zu erwarten, zu keiner Differenzirung einer typischen Stärkescheide oder ihr analoger Zellgruppen. —

Gehen wir nun zu den Wurzeln über, so sind zunächst die Nebenwurzeln zweiter und dritter Ordnung in Betracht zu ziehen, die nach Sachs[1]) entweder garnicht oder nur in unmerklichem Grade geotropisch sind. Wenn sich die Nebenwurzeln erster Ordnung stark geotropisch krümmen, zeigen die Nebenwurzeln zweiter Ordnung noch schwachen Geotropismus, so z. B. bei *Zea Mais*. Nach Pfeffer[2]) sind die Nebenwurzeln zweiter Ordnung in geringerem Masse geotropisch, als jene erster Ordnung. Jedenfalls kann man ersteren den Geotropismus nicht so bestimmt absprechen, wie dies Jost gethan hat[3]). In ihren Wurzelhauben kommen zwar bewegliche Stärkekörner vor, allein dieselben treten an Zahl und Grösse zurück gegenüber den unbeweglichen Körnern, die in den äusseren Theilen der Wurzelhaube enthalten sind[4]). Bei *Ricinus*

1) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. des botan. Institutes in Würzburg, I. Bd., p. 629 ff.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Aufl., 2. Bd., p. 299.

3) l. c., p. 173.

4) Die in den Wurzelhauben vorkommende Stärke dient offenbar zweierlei Functionen und ist dementsprechend auch in verschiedenen Theilen der Haube abgelagert: 1. Die in der „Columella" vorhandenen Stärkekörner sind beweglich und dienen als

communis ist in den Wurzelhauben der Nebenwurzeln zweiter Ordnung noch eine schwache Columella mit kleinen aber beweglichen Stärkekörnern vorhanden. Die übrigen Theile der Haube, mit mit Ausnahme der äussersten Schichten, enthalten grössere Stärkekörner, die aber meist in der Mitte der Zelle um den Kern herum angehäuft sind. Bei *Plantago major* strahlen die Nebenwurzeln erster Ordnung büschelförmig im Erdreich aus. Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung sind anscheinend nicht mehr geotropisch. Ihre Wurzelhaube besteht aus 4—5 Schichten. Nach einstündiger Verticalstellung (mit nach abwärts gekehrter Spitze) sind bloss die sehr kleinen Stärkekörnchen der innersten Zellschicht den unteren Zellwänden angelagert; die nach aussen zu immer grösser werdenden Körner der übrigen Schichten, die den grössten Theil der Zelllumina ausfüllen, sind unregelmässig gelagert. Der Perceptionsapparat für den Schwerkraftreiz ist also schon stark reducirt.

Die Nebenwurzeln dritter Ordnung dürften in der That nicht mehr geotropisch sein. Wenn Jost[1]) sagt, dass sie „genau so bewegliche Stärke führen wie Hauptwurzeln“, so kann ich das nicht bestätigen. Zuweilen fand ich in diesen letzten Wurzelauszweigungen gar keine Stärkekörner, und zwar weder in der Wurzelhaube, noch im Urmeristem des Wurzelkörpers. Dies ist z. B. in den sehr zarten Nebenwurzeln von *Fagopyrum esculentum* der Fall. Gewöhnlich sind aber in den äusseren Theilen der Wurzelhaube, oft nur in ihrer Spitze, Stärkekörner vorhanden. Dieselben sind oft ziemlich gross und rel. zahlreich, doch zeigen sie eine regellose Lage oder sind um den Zellkern zusammengedrängt. Bei *Ricinus communis* z. B. ist der innere Theil der Wurzelhaube ganz stärkefrei; nur die äussersten Schichten enthalten Stärkekörner, die in der angegebenen Weise gelagert sind. Bei *Cannabis sativa* enthält nur die Hauben-

Statolithen; 2. Die in der Haubenspitze und häufig auch in den äusseren seitlichen Schichten der Haube enthaltenen Stärkekörner bilden wahrscheinlich das Baumaterial für die sich schleimig verdickenden Zellwände der äusseren Haubenzellschichten; sie sind unbeweglich, resp. unregelmässig in der Zelle zerstreut oder um den Zellkern herum angehäuft. Auf das Vorkommen solcher unregelmässig gelagerter Stärkekörner in den Wurzelhauben hat auch schon Němec (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, Heft 1, Fig. 10, 12, 13) hingewiesen. Die in der Haubenspitze positiv geotropischer Haupt- und Nebenwurzeln auftretenden Stärkekörner sind die unbeweglich gewordenen „Statolithen“ der Columella, deren oberste, resp. älteste Zellen höchst wahrscheinlich ihr Perceptionsvermögen ganz verloren haben und nur mehr eine mechanische, resp. schützende Rolle spielen.

1) l. c., p. 173. Nähere Angaben theilt Jost nicht mit.

spitze Stärkekörner. In der äussersten Zellschicht sind sie sehr spärlich, meist dem der Innenwand angelagerten Zellkern angeschmiegt. In den inneren Zellen zeigen sie eine regellose Lagerung. Bei einer Wurzel, die sich eine halbe Stunde lang in der Verticalstellung befand (Spitze nach abwärts) waren bloss in den zwei axil gelegenen Zellen der 2. und 3. Etage (von der Haubenspitze aus gezählt) die Stärkekörner zum Theil auf den unteren Zellwänden angesammelt. Eine kleine Anzahl von Körnern war an den Seitenwänden oder in den oberen Zellecken zurückgeblieben: also Verringerung ihrer Beweglichkeit. Nicht selten enthalten in den letzten Wurzelauszweigungen auch die innersten Schichten der Wurzelhaube über dem Scheitel des Wurzelkörpers Stärkekörner; dieselben sind stets kleiner, als die der äusseren Schichten. Unbeweglich fand ich sie in den durch Anthocyan roth gefärbten Wurzelhauben von *Impatiens glanduligera.* Nach einstündiger Verticalstellung der Wurzel waren die Stärkekörner in allen Theilen der Wurzelhaube regellos gelagert. Bei *Myosotis palustris* und *Oxalis acetosella* sind sie aber beweglich und folgen dem Zuge der Schwerkraft. Bei letzterer Pflanze waren sogar die grösseren Stärkekörner der mehr nach aussen gelegenen Zellen der Wurzelhaube nach einhalbstündiger Verticalstellung der Wurzel einseitig gelagert. Solche Wurzeln sind aber wahrscheinlich in wenn auch nur geringem Grade geotropisch. Uebrigens tritt der Verlust der geotropischen Empfindlichkeit der Nebenwurzeln verschiedener Pflanzen gewiss nicht immer auf derselben Stufe des Verzweigungssystems ein. Auch können wohl Nebenwurzeln derselben Ordnung bei ein und derselben Pflanzenart den jeweiligen biologischen Bedürfnissen entsprechend in bald höherem, bald geringerem Grade geotropisch sein, ja zeitweilig ihre geotropische Empfindlichkeit ganz einbüssen, ohne dass diese Aenderungen im Statolithenapparat zum Ausdruck kommen müssen.

Im allgemeinen lässt sich sagen, dass bei den Nebenwurzeln zweiter und namentlich jenen dritter Ordnung, die in geringerem Grade oder garnicht geotropisch sind, eine mehr oder minder auffällige Rückbildung des Perceptionsapparates zu constatiren ist. Dieselbe äussert sich entweder darin, dass bewegliche Stärkekörner in der Wurzelhaube überhaupt fehlen, oder wenigstens darin, dass die Anzahl der Haubenzellen mit beweglichen Stärkekörnern auch relativ eine sehr geringe ist und dass diese Stärkekörner meist auffallend klein sind.

Sehr bemerkenswerthe Ergebnisse lieferte die Untersuchung der nicht geotropischen Haftwurzeln einiger Kletterpflanzen. Bei *Hedera helix* ist die am Scheitel aus 6—8 Zellschichten bestehende Wurzelhaube junger Haftwurzeln vollständig stärkefrei; ebensowenig ist im Urmeristem des Wurzelkörpers Stärke enthalten. Ganz ähnlich verhalten sich die Haftwurzeln der dem Substrat dicht angeschmiegten, plagiotropen Zweige von *Marcgravia dubia*; sie besitzen ebenfalls nur eine ziemlich schwach ausgebildete, vollkommen stärkefreie Wurzelhaube. Bei *Hoya carnosa* ist die „Columella" der schwach entwickelten Wurzelhaube stärkefrei; nur die äussersten Zellschichten der Haubenspitze enthalten spärliche, kleine, nicht bewegliche Stärkekörnchen, die unregelmässig zerstreut, noch häufiger aber um den Zellkern angehäuft sind. Aehnlich verhält sich *Ficus repens*; nur die Haubenspitze enthält Stärkekörner, die aber nicht beweglich sind. Bei *Pothos cordatus* enthalten die äussersten Schichten der Wurzelhaube am Scheitel sowohl wie an den Flanken ziemlich grosse, runde zusammengesetzte Stärkekörner, die dem Einfluss der Schwerkraft keine Folge leisten. Sie liegen fast immer den inneren Zellwänden an, wo auch der Plasmabelag etwas dicker ist und meist auch der Zellkern liegt. An der horizontalen Haftwurzel sind also die Stärkekörner auf der oberen Flanke der Wurzelhaube den physikalisch unteren, auf der unteren Flanke den physikalisch oberen Zellwänden angelagert.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass in Uebereinstimmung mit der Statolithentheorie des Geotropismus die Wurzelhauben der untersuchten nicht geotropischen Haftwurzeln entweder überhaupt keine Stärkekörner enthalten oder höchstens im Besitze „nicht beweglicher" Stärkekörner sind.

IV. Die Sensibilität der Plasmahäute der Perceptionszellen.

Eine der naheliegendsten und wichtigsten Fragen hinsichtlich der Beschaffenheit der als Statocysten fungirenden Zellen der Stärkescheide und der Wurzelhaube ist die nach der Sensibilität der Hautschichten ihrer Plasmakörper. Ist die gesammte Hautschicht des betreffenden Protoplasten sensibel oder localisirt sich die Empfindlichkeit auf die bestimmten Wandungstheilen anliegenden Plasmahäute? Ich habe diese Frage bereits in meiner ersten Mittheilung gestreift und möchte sie nun etwas eingehender erörtern.

Dabei berücksichtige ich wieder in erster Linie den orthotropen, negativ geotropischen Stengel.

In einer typischen Stärkescheide kommen für unsere Frage folgende Zellwände, resp. die denselben anliegenden Plasmahäute in Betracht: 1. die Querwände; und zwar a) die untere, basiskope, b) die obere, akroskope Querwand; 2. die Längswände; und zwar a) die äussere Tangentialwand, b) die innere Tangentialwand, c) die beiden Radialwände. Welche dieser Wände hat man für empfindlich, welche für unempfindlich zu halten?

1. Die untere Querwand. In der geotropischen Gleichgewichtslage des orthotropen Stengels drücken die Stärkekörner auf die Plasmahäute der unteren, basiscopen Querwände. Da dieser Druck keine Reizreaction zur Folge hat, so ist die naheliegendste und einfachste Annahme die, dass keine Reizperception stattfindet, dass die Plasmahäute der unteren Querwände nicht sensibel sind. (Für die positiv geotropischen Wurzeln gilt natürlich das Umgekehrte: die Plasmahäute der oberen acroscopen Querwände sind unempfindlich.)

Nun liesse sich allerdings auch die Behauptung aufstellen, dass auch der Druck auf die unteren Querwände percipirt, empfunden wird, dass er aber zufolge bestimmter Constellationen in der Reizkette keine Bewegung auslöst[1]). Der Beweis für das Vorhandensein solcher reactionsloser Druckempfindungen lässt sich aber selbstverständlich nicht erbringen. Die „Oekonomie des wissenschaftlichen Denkens“ verlangt demnach, die einfachere Annahme als richtig anzuerkennen und die unteren Querwände als unempfindlich zu betrachten.

Damit ist nun aber nicht gesagt, dass die vertical aufrechte Stellung des orthotropen Stengels, d. i. die stabile Ruhelage, unter allen Umständen eine völlig reizlose Ruhelage darstellt. Wenn die Stärkekörner so spärlich auftreten, dass auf jeder Querwand nur eine einzige Schicht von Körnern aufliegt, die noch dazu die angrenzenden Partien der Längswände nicht berühren, dann allerdings ist die „Gleichgewichtsstellung“ eine reizlose Ruhelage. Wenn aber die Stärkekörner, wie das häufig vorkommt, die Querwand in mehreren Lagen bedecken und auch die Längswände berühren, dann üben sie auf diese naturgemäss einen wenn auch nur schwachen

1) Vergl. F. Noll, Zur Controverse über den Geotropismus. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. XX, 1902, p. 416, 2. Anm.

Seitendruck aus; da nun, wie die Erfolge bei intermittirender Reizung lehren[1]), die Längswände, resp. die ihnen anliegenden Plasmahäute bis hinab zu den Querwänden empfindlich sind, so werden sie von den benachbarten Stärkekörnern „geotropisch“ gereizt. Diese Reizung kann aber zu keiner einseitigen Krümmung führen, weil alle Längswände gleichmässig gereizt werden, und weil die Reizung an allen Flanken des aufrechten Stengels gleich stark ist. Die allseitigen Reizwirkungen heben sich gegenseitig auf[2]).

Für die Erhaltung in der stabilen geotropischen Ruhelage ist diese anhaltende Reizung keine unumgängliche Bedingung; sie ist vielmehr nur eine bedeutungslose, doch unausweichliche Folge-Erscheinung der gegebenen Construction des Perceptionsapparates[3]).

2. Die obere Querwand. Schon Sachs[4]) hat sich die Frage vorgelegt, wieso es denn eigentlich kommt, dass umgekehrt aufgestellte, mit der Spitze zenithwärts gerichtete, positiv geotropische Wurzeln sich wieder abwärts krümmen. Die Schwerkraft wirkt ja „ebenso wie bei einer genau senkrecht abwärts wachsenden Wurzel mit der Wachsthumsachse parallel und auf allen Seiten derselben gleichartig“. Sachs hat auch bereits in den spontanen Nutationen der Wurzelspitze das wichtigste Mittel erblickt, durch welches das Zustandekommen einer geotropischen Reaction in der Inversstellung ermöglicht wird. Diese Annahme ist von Czapek[5]) durch neue Versuche als richtig erwiesen worden. Die Versuchsobjecte — Wurzeln und Stengel verschiedener Pflanzenarten — wurden durch Eingypsen fixirt und dann in inverser Stellung möglichst genau vertical aufgestellt. Nach 5 – 6 Stunden wurde die Gypshülle entfernt und das betreffende Organ auf den Klinostaten gebracht. Eine geotropische Induction hatte niemals stattgefunden. Da bei diesen Versuchen durch die Fixirung mittels Gyps die

1) Vergl. G. Haberlandt, Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, 1902, p. 190.

2) Nachträgl. Anmerkung. In analoger Weise erledigt sich auch der Einwand, den Noll jüngst (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, p. 426, Sonderabdr.) aus event. Unregelmässigkeiten in der Gestalt der Perceptionszellen, nicht streng axialer Lage, Schrägstellung der Querwände, abgeleitet hat. Solche allseitige kleine Unregelmässigkeiten heben sich in ihren Wirkungen natürlich auf.

3) Vgl. F. Noll, Ueber Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXIV, p. 987.

4) J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg, 1. Bd., p. 459.

5) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, p. 290 ff.

Nutationen gänzlich verhindert werden, so ist es mindestens in hohem Grade wahrscheinlich, dass eben desshalb die geotropischen Krümmungen am Klinostaten unterblieben.

Ich habe diese Versuche in abgeänderter Form mit den Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* angestellt. Die Achse wurde in angewelktem, schlaffem Zustande mit ihrem unteren Ende in ein mit Wasser gefülltes Glasröhrchen gesteckt und dieses annähernd vertical an einem Stativ derart befestigt, dass die Spitze nach abwärts sah. Das Ausfliessen des Wassers und Herausgleiten des Versuchsobjectes wurde dadurch verhindert, dass das Ende der Achse mittels eines durchlöcherten Korkpfropfens in das Glasröhrchen eingepasst war. An das obere Ende der Achse wurde mittels eines Zwirnfadens ein Gewicht von 5—10 g angehängt, so dass sich die schlaffe Achse genau vertical einstellte und in dieser Lage ihre Turgescenz wiedergewann. Das Object wurde nun 3--4 Stunden lang im mit feuchter Luft erfüllten Dunkelkasten belassen. Nach Ablauf dieser Zeit, als die normale Präsentationszeit längst verstrichen und auch die Stärkekörner schon längst auf die nach unten gekehrten oberen Querwände der Stärkescheide herabgesunken waren, wurde die vollkommen gerade, turgescente Achse nach Entfernung des Gewichtes auf den Klinostaten gebracht. Bei jedem der mehrmals ausgeführten Versuche unterblieb nun jegliche geotropische Reaction. Controlobjecte, die nach gleicher Vorbehandlung statt auf die Klinostaten gebracht zu werden, horizontal aufgestellt wurden, zeigten schon nach kurzer Zeit ebenso schöne geotropische Krümmungen, wie solche Achsen, die direct horizontal gestellt wurden. Ich kann also Czapek's Versuchsergebnisse nur bestätigen.

Auch Noll betrachtet die invers aufrechte Stellung orthotroper Organe als „labile Ruhelage“, in der eine geotropische Reizung



inverse Stellung nicht direct wahrnehmen soll, sondern erst durch gelegentliche Nutationen „darauf kommt“, dass es auf dem Kopfe steht. So liegt denn der Gedanke nahe, dass die Plasmahäute der oberen Querwände bei Stengeln, der unteren bei Wurzeln, die bei inverser Stellung von den Stärkekörnern belastet werden, den Druck doch percipiren und dass sich die Reizreaction in einer Beschleunigung und Verstärkung der spontanen Nutationen äussert, wodurch die Chancen für die baldige Wiederkehr in die Normalstellung vergrössert würden. Ein ähnlicher Gedankengang scheint auch Czapek veranlasst zu haben nachzusehen, „ob die umgekehrt verticale Lage eine Vergrösserung des Ausschlages der Nutation bedinge gegenüber der normalen Gleichgewichtslage und der Horizontallage am Klinostaten“ [1]). Dahin zielende Versuche lehrten ihn aber, „dass in invers senkrechter Lage keine verstärkten autonomen Nutationen auftreten.“ Auch ich konnte bei meinen Versuchen mit Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* nichts derartiges beobachten. Es ist sonach doch am wahrscheinlichsten, dass die Plasmahäute der in Rede stehenden Querwände unempfindlich sind.

3. Die Tangentialwände. Wird ein orthotroper Stengel horizontal gelegt, so sinken die Stärkekörner der Stärkescheide von den unteren Querwänden auf die physikalisch unteren Längswände hinab. Sie lasten jetzt in der obersten Längszone des Stengels bloss auf den inneren, in der untersten Längszone bloss auf den äusseren Tangentialwänden, in der Mitte der beiden Seitenflanken bloss auf den Radialwänden. Diese Lagerungen gehen natürlich, wenn wir den Gesammtumfang des Stengels berücksichtigen, durch intermediäre Lagerungen allmählich ineinander über.

Da der horizontal gelegte Stengel auf der Unterseite eine Wachsthumsförderung erfährt, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass der Druck der Stärkekörner auf die Plasmahäute der äusseren Tangentialwände von diesen empfunden wird und die Wachsthumsförderung auslöst. Die Oberseite des Stengels erfährt eine Wachsthumshemmung; da ist nun wieder die nächstliegende Annahme die, dass auch der Druck der Stärkekörner auf die inneren Tangentialwände percipirt wird und die Wachsthumshemmung auslöst. Diese Auffassung steht in vollkommener Uebereinstimmung

1) l. c., p. 291, 292.

mit Noll's Ansichten über die Orientirung seiner geotropischen „Reizfelder“ [1]).

Nun wäre es aber auch möglich, dass nur die äusseren Tangentialwände empfindlich sind, die inneren dagegen nicht und dass die Wachsthumshemmung der Stengeloberseite in irgend einer Weise von der Wachsthumsförderung der Unterseite bedingt wird. Bei den Grasknoten wird durch den geotropischen Reiz bekanntlich nur die Unterseite zu neuem Wachsthum angeregt, die Oberseite zeigt überhaupt kein Wachsthum und verhält sich bei der Krümmung passiv. Es liegt also kein Grund vor, anzunehmen, dass sie den Schwerkraftreiz percipire; findet aber keine Reizperception statt, so sind eben die in Bezug auf die Organachse inneren Tangentialwände der Zellen der Stärkesicheln für den Druck der Stärkekörner unempfindlich.

Im Einklange mit dieser Folgerung stehen die Ergebnisse von Lamellenversuchen, die ich mit Grasknoten angestellt habe. Aus ca. 6 cm langen Halmstücken, die in der Mitte mit einem Knoten versehen waren, wurden mediane Längslamellen von ca. 1,2 mm Dicke herausgeschnitten. Nur der basale Halmtheil blieb in einer Länge von ca 2 cm intact. Um die vollständig freie Beweglichkeit der beiderseitigen Längsstreifen der Blattscheide zu sichern, wurde das Internodium an seiner Basis, d. i. an der Insertionsstelle der polsterförmigen Verdickung der Blattscheide vollständig exstirpirt. Dann wurden die Lamellen in der Sandkammer so horizontal aufgestellt, dass die Schnittflächen vertikal standen. Zu den Versuchen dienten die kräftigen Knoten von *Triticum villosum*, *Secale fragile* und *Sorghum halepense*.

Unmittelbar nach der Operation spreizten die beiden Längsstreifen der Blattscheide in der Regel etwas auseinander: eine Folge der Gewebespannung in den ringsum isolirten Längsstreifen des Knotens. Nach 24, resp. 48 Stunden zeigten die meisten Versuchsobjecte folgendes Verhalten: der untere Längsstreifen der

---

1) Von Němec (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 20. Bd., 1902, p. 350) wurde vor kurzem gesagt, ich hätte in meiner ersten Mittheilung angegeben, dass in negativ geotropischen Organen die inneren Tangentialwände für Druck unempfindlich sein müssten. Diese irrige Angabe Němec's kann nur auf einem Missverständniss beruhen. Ich habe im Gegentheil in jener Mittheilung (p. 270, 271) Versuche mit den Knoten von *Tradescantia* beschrieben, aus deren Ergebniss ich folgerte, dass sowohl die „tangentialen Längswände“, als auch die radialen (d. h. deren Plasmahäute) empfindlich seien. Allerdings halte ich den Versuch heute nicht mehr für beweisend.

Blattscheide war in der Knotenpartie um 9—40° geotropisch aufwärts gekrümmt; diese letztere war wie an unverletzten geotropisch gekrümmten Knoten mehr oder minder wulstig verdickt und etwas gewachsen. Der obere Längsstreifen blieb vollkommen gerade und verharrte in seiner anfänglichen Lage. Dieses Aussehen boten aber die Halmstücke nur dann dar, wenn der untere Längsstreifen bei seiner Krümmung nach aufwärts durch eine schwache Seitenkrümmung an dem oberen Längsstreifen seitlich vorbeigeführt wurde. Erfolgte die Krümmung genau in der Medianebene, dann drückte er von unten auf den oberen Längsstreifen und bog diesen gleichfalls aufwärts. Wenn man nun diesen letzteren etwas zur Seite bog oder abschnitt, dann nahm die geotropische Krümmung des unteren Streifens innerhalb weniger Secunden um ein bedeutendes zu: es erfolgte die Ausgleichung der durch das Hemmniss herbeigeführten Spannung.

Aus diesen Versuchen geht zunächst hervor, dass schmale Längslamellen aus Grasknoten, in denen bei horizontaler Lage der Längsachse und abwärts gekehrter Aussenseite die Stärkekörner bloss die der Unterseite, resp. Aussenseite des Organs zugekehrten Wandpartien der Stärkezellen (die äusseren Tangentialwände) belasten können, den Reiz percipiren und sich geotropisch ungefähr ebenso energisch aufwärts krümmen, wie intacte Knoten. Daraus folgt, wenn es noch eines Beweises bedürfte, die Sensibilität der äusseren Tangentialwände. Aus der weiteren Thatsache, dass sich die oberen Längslamellen nicht krümmten und überhaupt keine Lageveränderung zeigten, darf gefolgert werden, dass sie den geotropischen Reiz überhaupt nicht percipirten, oder mit anderen Worten, dass die Plasmahäute der inneren Tangentialwände der Stärkezellen für den Druck der auf ihnen lastenden Stärkekörner unempfindlich waren.

Für die positiv geotropischen Wurzeln gilt in Bezug auf die Sensibilität der Tangentialwände der Perceptionszellen mutatis mutandis dasselbe, wie für die negativ geotropischen Stengel.

Die Radialwände. Für das Verständniss der geotropischen Krümmungen orthotroper Organe ist vom Standpunkte der Statolithentheorie aus die Sensibilität der die Radialwände der Perceptionszellen bekleidenden Plasmahäute nicht erforderlich. Wird ein orthotropes Organ wagerecht gelegt, so werden in den Mittellinien der Seitenflanken nur die Radialwände von den Stärkekörnern belastet. Vom Standpunkte Noll's aus dürfte dieser Druck über-

haupt nicht percipirt werden, da er auf Grund seiner Betrachtungen über die Abgrenzung der geotropischen Reizfelder schon theoretisch den Schluss zieht, dass an den Seitenkanten eines wagerecht gelegten orthotropen Organs die „partielle Ruhelage" herrscht, worin trotz horizontaler Lage der Zellenlängsachsen keine Reizung und keine Reaction stattfindet[1]). Noll fügt ausdrücklich hinzu: „diese Ruhelage ist jedoch auf engumschriebene Gewebestreifen beschränkt." Ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit dieser theoretischen Annahme ist ihm das Ergebniss des bekannten Sachs'schen Lamellenversuches.

Sachs[2]) hat aus nicht hohlen Dicotylensprossen (z. B. *Senecio Doria*, *S. umbrosus*) eine Mittellamelle der Länge nach herausgeschnitten: wie dick diese Lamelle war, wird nicht angegeben. Wenn diese Mittellamelle so horizontal gelegt wird, dass die Schnittflächen selbst vertical liegen, so krümmt sie sich immer aufwärts. Wenn dagegen die Schnittflächen horizontal liegen, so „findet nicht selten keine geotropische Aufrichtung statt". Also doch nur „nicht selten", was zur Annahme berechtigt, dass Sachs in der Regel auch in dieser Lage eine geotropische Aufrichtung beobachtet hat. Czapek[3]) hat diese Versuche mit dem Hypocotyl von *Helianthus annuus* wiederholt und gefunden, „dass die geotropische Aufrichtung in diesem Falle unterbleibt". Allerdings giebt er zu, dass auch Ausnahmen vorkommen. Auch Noll[4]) findet, dass bei diesen Lamellenversuchen „das charakteristische Ergebniss nicht immer, ja nicht einmal in der Regel zum Ausdruck gelangt". Doch führt er dies auf die technischen Schwierigkeiten der Versuchsanstellung zurück. Dieselben sind zweifellos vorhanden, allein Noll geht sicher zu weit, wenn er alle Aufwärtskrümmungen, die sich in der Horizontallage der Lamellen beobachten lassen, auf „Spannungsdiffe-

konnte eine zum Theil sehr energische Aufwärtskrümmung beobachtet werden. Endlich liegen auch Versuche von Němec[1]) vor, die mit 3—4 cm langen Keimwurzeln von *Vicia faba* ausgeführt wurden. Die beiden lateralen Theile der Haube wurden entfernt, so dass nur eine Mittellamelle von etwa 0,5 mm Dicke zurückblieb. Bei 3 unter 6 Versuchsobjecten trat in der Horizontallage eine geotropische Abwärtskrümmung von 20—45° ein.

Nach neuen Beobachtungen, die ich an Mittellamellen aus Grasknoten angestellt habe, gelingen die Versuche mit diesen Objecten am sichersten. Die Halmstücke mit den Knoten wurden in der schon oben beschriebenen Weise präparirt; die Mittellamelle resp. die beiden Längsstreifen der Blattscheide und ihres Knotens war 1—1,5 mm dick. Als Versuchspflanzen dienten *Triticum villosum*, *Secale fragile* und *Bromus secalinus*.

Als Beispiel will ich zunächst einen Versuch mit den drei Knoten eines Halmes von *Secale fragile* anführen. Die Lamellen waren ca. 1,2 mm dick. Nach 24stündiger Horizontallage im Sandkasten waren folgende geotropische Aufwärtskrümmungen eingetreten:

			Mittel
Unterer Knoten	1. Längsstreifen	18°	24°
	2. „	30°	
Mittlerer Knoten	1. Längsstreifen	35°	36°
	2. „	37°	
Oberer Knoten	1. Längsstreifen	40°	49°
	2. „	58°	

Die beiden Längsstreifen jedes Knotens waren dabei nur wenig auseinandergespreizt.

Als ein weiteres Beispiel sei ein Versuch mit drei Halmknoten von *Bromus secalinus* angeführt; die Lamellen waren ca. 1,5 mm dick. Nach 48stündiger Horizontallage im Sandkasten ergaben sich folgende geotropische Krümmungen:

			Mittel
1. Knoten	1. Längsstreifen	6°	8°
	2. „	10°	
2. Knoten	1. Längsstreifen	13°	21,5°
	2. „	30°	
3. Knoten	1. Längsstreifen	16°	23°
	2. „	30°	

1) B. Němec, Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, p. 91, 92.

Die beiden Längsstreifen jedes Knotens resp. jeder Blattscheide spreizten mehr minder weit auseinander und schlossen Winkel von 16—60° miteinander ein.

Zuweilen unterblieben die geotropischen Krümmungen gänzlich, doch waren dies Ausnahmen, die das Gesammtergebniss nicht in Frage stellen konnten.

Aus all dem geht hervor, dass Mittellamellen orthotroper Organe auch bei horizontaler Lage der Schnittflächen geotropische Krümmungen auszuführen vermögen. Allerdings sind die Krümmungen in der Regel weniger ausgiebig, als bei verticaler Lage der Schnittflächen.

Darf nun daraus, wie ich und Němec angenommen haben, die Sensibilität der Radialwände resp. ihrer Plasmahäute gefolgert werden? Spricht diese Thatsache gegen Noll's Annahme über die Abgrenzung der geotropischen Reizfelder?

Zunächst könnte die Möglichkeit bestehen, dass durch die Isolirung von Mittellamellen eine traumatische Umstimmung der Sensibilitätsverhältnisse hervorgerufen wird. Die Mittellamellen könnten in Bezug auf den Geotropismus ebensolche physiologische Einheiten repräsentiren, wie die intacten Organe. Die Radialwände wären dann in der Nähe der Schnittflächen zu sensiblen Tangentialwänden geworden, die den Druck der auf ihnen lastenden Stärkekörner percipiren. Diese Eventualität hat aber nur eine geringe Wahrscheinlichkeit für sich. Gegen sie spricht auch die oben festgestellte Thatsache, dass an Mittellamellen aus Grasknoten, deren Schnittflächen vertical stehen, der obere Längsstreifen sich niemals geotropisch krümmt, was er doch thun müsste, wenn die eben erwähnte Umstimmung der Sensibilitätsverhältnisse stattgefunden hätte.

Die Erklärung der in Rede stehenden Erscheinung liegt nach der Statolithentheorie viel näher: im Hinblick auf die Dicke des ganzen Organes sind Lamellen von 1—2 mm Dicke nicht dünn genug, um in der Horizontallage bloss eine Belastung der Radialwände zu ermöglichen. In der Nähe beider Schnittflächen nehmen die Radialwände eine etwas geneigte Lage ein und in Folge dessen rücken die beweglichen Stärkekörner zum Theil auf die angrenzenden Wandpartien der Tangentialwände hinüber und reizen hier durch ihren Druck die sensiblen Plasmahäute. Nehmen wir z. B. an, der cylindrische, orthotrope Stengel besässe einen Durchmesser von etwas über 4 mm, die

Stärkescheide einen solchen von genau 4 mm. Schneiden wir aus einem solchen Stengel eine Mittellamelle von 1 mm Dicke heraus und bringen wir diese in die Horizontallage, eine Schnittfläche oben, die andere unten, so ergiebt die Rechnung, dass die Radialwände der obersten und untersten Scheidenzellen mit der Horizontalen einen Winkel von ca. 14° einschliessen. Ebenso wie in einem intacten Stengel, der mit der Verticalen einen Winkel von 14° einschliesst, wird ein Theil der Stärkekörner auf die angrenzenden Partien der Tangentialwände hinübersinken, auf der unteren Seite gegen die äusseren, auf der oberen gegen die inneren Tangentialwände zu, und der dadurch bewirkte Druck auf die Plasmahäute reicht hin, um die geotropische Krümmung auszulösen. Da nur ein kleiner Theil der Tangentialwände von Stärkekörnern belastet wird, während bei verticaler Stellung der Lamellen (Längsachse horizontal) sämmtliche Stärkekörner auf die Tangentialwände hinüberrücken, so erklärt sich auch die schon von Sachs und Němec constatirte Thatsache, dass die geotropische Krümmung der Lamellen in der Horizontallage meist geringer ist als in der Verticallage. Auch das häufige Ausbleiben der Krümmung in erstgenannter Lage kann nicht befremden. Denn der schon an und für sich geringe geotropische Reiz kann durch die Folgen der schweren Verwundung leicht bis zur Unwirksamkeit beeinträchtigt werden.

Das geotropische Verhalten der Mittellamellen orthotroper Organe steht also mit der Statolithentheorie in vollkommener Uebereinstimmung. Zu seiner Erklärung ist es nicht nöthig anzunehmen, dass die Plasmahäute der Radialwände der Perceptionszellen sensibel seien.

Das Gesammtergebniss der vorstehenden Erwägungen und Versuche lässt sich folgendermassen ausdrücken:

In orthotropen Organen sind die Plasmahäute der unteren und oberen Querwände der Perceptionszellen nicht empfindlich. Sensibel sind bloss die Plasmahäute der tangentialen Längswände, und zwar vor allem der äusseren bei negativ, der inneren bei positiv geotropischen Organen. Ob auch die diesen gegenüberliegenden Tangentialwände sensible Plasmahäute aufweisen, ist ungewiss. Bei den Grasknoten liegt kein Grund vor, dies anzunehmen. Die Plasmahäute der Radialwände sind sehr wahrscheinlich nicht sensibel.

V. Das Verhalten von Stengeln mit entstärkter Stärkescheide.

Die experimentelle Beweisführung zu Gunsten der Statolithentheorie kann zwei directe Wege einschlagen.

Der erste Weg führt zu Resectionsversuchen: das hypothetische, stärkehaltige Perceptionsorgan wird operativ entfernt und aus dem nunmehrigen Ausbleiben der geotropischen Krümmung wird auf die Function jenes stärkeführenden Zellcomplexes als Perceptionsorgan geschlossen. Ich habe solche Versuche mit den Knoten von *Tradescantia virginica*, Němec mit verschiedenen Wurzeln ausgeführt. Man hat diese Versuche als nicht beweiskräftig hingestellt, da der gewaltsame operative Eingriff auch auf andere Weise das geotropische Perceptionsvermögen schädigen, resp. aufheben konnte. Auf die Frage, inwieweit dieser Einwurf berechtigt ist, will ich hier nicht näher eingehen und ohne weiteres zugeben, dass Resectionsversuche stets Bedenken wachrufen werden.

Der zweite Weg führt zu weniger gewaltsamen Versuchen: nicht das ganze Perceptionsorgan wird entfernt, sondern nur einer seiner beiden integrirenden Bestandtheile, der Statolithenapparat, während die sensiblen Plasmahäute intact bleiben. Ist die Statolithentheorie in unserer Formulirung richtig, so dürfen Stengel oder Wurzeln mit entstärkten Stärkescheiden resp. Wurzelhauben keine geotropischen Krümmungen ausführen, obgleich sie noch geotropisch reizbar sind. Die empfindlichen Plasmahäute können eben nicht mehr gereizt werden.

Dieser Weg ist zuerst von Němec, später auch von mir betreten worden. Němec hat die Stärkekörner in der Wurzelhaube durch achttägiges Eingypsen der Wurzeln zum Verschwinden gebracht. Vom Gypsverband befreit, sind die Wurzeln nunmehr trotz des stattfindenden Wachsthums nicht im Stande, sich geotropisch zu krümmen. Sie vermögen dies erst nach dem Wiederauftreten beweglicher Stärkekörner. Auch dieser Versuch ist beanstandet worden[1]), da wohl als sicher anzunehmen ist, dass durch achttägiges Eingypsen nicht bloss der Statolithenapparat, sondern auch das Perceptionsvermögen der Plasmahäute geschädigt wird.

Ich habe deshalb die Entfernung der Stärkekörner überhaupt nicht durch einen experimentellen Eingriff herbeigeführt, sondern

1) Vergl. L. Jost, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biolog. Centralbl., Bd. XXII, 1902, p. 174.

Vorgänge, die sich in der freien Natur von selbst abspielen, als Hilfsmittel zur Entstärkung der Stärkescheide herangezogen. Als solche dienten mir die niederen Temperaturen des Spätherbstes und des ungewöhnlich milden Winters 1901/02[1]).

Durch die Untersuchungen Russow's, Baranetzky's und namentlich A. Fischer's ist festgestellt worden, dass bei vielen Holzgewächsen die Stärke im Winter vollständig verschwindet, vor allem in der Rinde, bei einigen auch im Holze. Die Stärke wird entweder in Fett verwandelt, oder sie wandert nach Umwandlung in Glykose theilweise aus; bei den „Stärkebäumen" setzt sie sich nach A. Fischer vielleicht in einen noch unbekannten Stoff um. Die Auflösung der Stärke im Herbste geht verhältnissmässig langsam vor sich; sie wird nicht nur von den niederen Temperaturen hervorgerufen, sondern beruht auch auf „erblicher Periodizität". Sehr rasch erfolgt dagegen bei Erhöhung der Temperatur die Regeneration der Stärke. Bringt man Aeste oder Rindenstücke zur Zeit des Winterminimums ins warme Zimmer, so erscheinen bei 20° C oft schon nach zwei Stunden die ersten Stärkekörnchen.

Ich habe nun nach einigen schon im November 1901 angestellten Proben im December 1901 und Januar 1902 verschiedene Pflanzen des Grazer botanischen Gartens auf ihren Stärkegehalt geprüft und gefunden, dass bei mehreren Arten eine vollständige Entstärkung ihrer Stengel und Blätter erfolgt war. Auch die Stärkescheide war vollkommen stärkefrei. Im übrigen waren diese Pflanzen ganz unversehrt. Ihre Laubblätter zeigten ein gesundes Aussehen, und bei der damals herrschenden Temperatur fand sogar ein schwaches Wachsthum statt.

Die Temperaturverhältnisse waren nach den Aufzeichnungen des hiesigen physikalischen Institutes die folgenden:

	Mittlere	Mittleres		Absolutes	
	Monatstemper.	Max.	Min.	Max.	Min.
December 1901	+ 1,3	+ 4,1	— 2,2	+ 7,8	— 8,3
Januar 1902	+ 1,4	+ 5,2	— 2,4	+ 10,0	— 7,2

Linum perenne. Die meisten Versuche habe ich mit dieser Pflanze angestellt, die sich als ein ausgezeichnetes Versuchsobject

1) Eine vorläufige Mittheilung über meine Versuche mit Stengelorganen, die durch niedere Temperaturen vollständig entstärkt waren, habe ich bereits in den Berichten d. Deutsch. botan. Gesellsch. (Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner), Bd. XX, 1902, p. 193 ff. veröffentlicht.

erwies. Sie bot in den angegebenen Wintermonaten ein eigenthümliches Aussehen dar. Die zahlreichen jüngeren Laubsprosse, die erst im Spätherbst zur Entwickelung gelangten und meist vollkommen gerade waren, schlossen mit der Horizontalen die verschiedensten Winkel ein; einige waren vollkommen horizontal gelagert, andere zeigten eine bald stärkere, bald schwächere Schiefstellung, und wieder andere wuchsen annähernd vertical aufwärts. Die Sprosse waren mit einem Worte im Raume vollständig desorientirt, ihr Geotropismus lahmgelegt. Dagegen zeigten sie hin und wieder deutliche Krümmungen nach Süden. Im allgemeinen kam aber bloss ihr Autotropismus zur Geltung.

Die Stengel dieser Pflanzen waren im December und Januar vollkommen stärkefrei. Die Stärkescheide war auch in jener Region, in der sich die geotropische Krümmung vollzieht, vollkommen entstärkt. Ihre Chlorophyllkörner enthielten keine Spur von Stärkeeinschlüssen.

Zunächst war nun festzustellen, innerhalb welcher Zeit die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide vor sich geht. Abgeschnittene Zweige liessen im Laboratorium bei einer Temperatur von 18—20° C. nach 2 Stunden weder in der Stärkescheide, noch in anderen Theilen des Stengelquerschnittes regenerirte Stärke erkennen. Nach 5 Stunden war zwar die eigentliche Stärkescheide noch stärkefrei, wohl aber enthielten die auffallend grossen, an die Stärkescheide angrenzenden Zellen der Rindenmarkstrahlen in ihren Chlorophyllkörnern bereits ziemlich grosse Stärkeeinschlüsse. Hier wird also die Stärke am frühesten neugebildet. Nach 20 Stunden sind die Stärkekörner auch in der Stärkescheide vollkommen regenerirt, von ansehnlicher Grösse und leicht beweglich. Auch in den Schliesszellen und ihren Nebenzellen treten jetzt schöne Stärkekörner auf. Dieselben sind aber, unabhängig von der Schwerkraft, stets den Innenwänden angelagert. In den ausgewachsenen, nicht mehr krümmungsfähigen Theilen des Stengels ist die Stärke zwar in den Spaltöffnungszellen, nicht aber in der Stärkescheide regenerirt. — Im Rindenparenchym und im Marke zeigt sich keine Spur von Stärke.

Nachdem so festgestellt war, nach welcher Zeit die Regeneration der Stärke im Laboratorium erfolgt, konnte mit den Experimenten begonnen werden. Die 8—9 cm langen, geraden Sprosse wurden aus dem Freien ins Laboratorium gebracht, in dem stets eine Temperatur von 17—20° C herrschte, und hier in horizontaler Stellung

2—2 1/2 Stunden lang dem Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt. Mit seinem unteren Ende steckte jeder Spross in einem einseitig zugeschmolzenen Glasröhrchen, das mit Wasser gefüllt war. Durch kleine Korkkeile wurde der Zweig im Röhrchen fixirt. Nach der angegebenen Expositionszeit wurden die Sprosse am Klinostaten um eine horizontale Achse rotiren gelassen: niemals zeigten die während der Exposition noch ganz stärkefreien Sprosse nachträglich am Klinostaten auch nur die geringste geotropische Krümmung. — Nun wurden nach eintägiger Rotation dieselben Sprosse, in denen inzwischen die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide erfolgt war, nach Herstellung frischer Schnittflächen wieder 2—2 1/2 Stunden lang horizontal exponirt. Die Herstellung frischer Schnittflächen hatte den Zweck, dem Einwande zu begegnen, dass früher die geotropische Reizperception möglicherweise bloss in Folge des Wundshoks unterblieben sei. Nach der angegebenen Expositionszeit, die natürlich in jedem einzelnen Versuche genau so gross war, wie am Tage vorher, erfolgte wieder die Rotation der Sprosse um die horizontale Achse des Klinostaten. Stets traten nun schon nach einigen Stunden die schönsten geotropischen Krümmungen der nunmehr stärkehaltigen Sprosse auf.

Nachstehend theile ich ein Beispiel mit: Am 9. Januar wurden 4 Sprosse aus dem Garten ins Laboratorium gebracht und 2 1/2 Stunden lang horizontal exponirt. Dann kamen sie auf den Klinostaten. Nach 3, 4, 8 und 24 Stunden zeigte kein Spross eine geotropische Krümmung. Nun wurden sie abermals 2 1/2 Stunden lang horizontal exponirt. Nach vierstündiger Rotation waren sie sämmtlich geotropisch gekrümmt. Die Krümmungswinkel betrugen 15°, 30°, 30° und 50°.

Gegen die Verwerthung dieser Versuche zu Gunsten der Statolithentheorie kann der naheliegende Einwand erhoben werden, dass durch die vorausgegangene Abkühlung die Sprosse vielleicht die Empfindlichkeit ihrer Plasmahäute, eventuell das Vermögen der Reizleitung oder der Reizreaction eingebüsst haben, und dass die Wiederherstellung des normalen Zustandes nicht schon in den ersten Stunden nach Einwirkung der höheren Temperatur, sondern erst später, etwa nach einem Tage, eintrete.

Nach Czapek[1]) heben Temperaturen von 0 bis + 2° C. die geotropische Empfindlichkeit der Keimwurzeln von *Faba* und

1) Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, l. c., p. 271 ff.

Lupinus und des Hypokotyls von *Helianthus annuus* nicht auf, schwächen sie dagegen in beträchtlichem Grade. Bei diesen Versuchen ging aber die Abkühlung der geotropischen Induction nicht voraus, die letztere erfolgte vielmehr während der Abkühlung. Diese Versuche kommen also für unsere Frage nicht direct in Betracht; immerhin lehren sie, dass selbst bei einer Temperatur von 0 bis 2° C. die geotropische Sensibilität noch nicht erloschen ist. Meine Versuchspflanzen waren aber tagsüber im Freien Temperaturen bis zu 10° C. (absolutes Maximum) ausgesetzt; umsomehr war anzunehmen, dass dann bei einer Temperatur von 18—20° C. ihre Sensibilität die normale war.

Da mir aber diese Erwägung doch nicht genügend erschien, um jenem Einwand zu begegnen, so führte ich noch folgenden Versuch aus.

Am 11. Januar wurden zwei Sprosse, die durch dreitägigen Aufenthalt im Laboratorium in den vollen Wiederbesitz der Stärkekörner in der Stärkescheide gelangt waren, in eine Abtheilung des Kalthauses gebracht, in der bei Tag eine Temperatur von 4—5° C., Nachts eine solche von 2,5—3° herrschte. Hier rotirten sie in horizontaler Stellung um die horizontale Achse des Klinostaten von 5 Uhr Nachm. bis 10 Uhr Vorm., d. h. durch 17 Stunden. Nun wurden sie ins Laboratorium gebracht und bei einer Temperatur von 19° C. 2½ Stunden lang in horizontaler Stellung dem Einfluss der Schwerkraft unterworfen. Nun erfolgt wieder die Rotation am Klinostaten. Schon nach einer Stunde war eine schwache geotropische Krümmung bemerkbar. Nach 6 Stunden war die Krümmung bereits sehr stark; der eine Spross hatte sich um 60°, der andere um 45° erhoben. Die vorausgegangene starke Abkühlung, die für die Sprosse um so empfindlicher sein musste, als sie aus dem warmen Laboratorium direct in das Kalthaus übertragen wurden, hatte also die geotropische Sensibilität nicht im geringsten geschädigt. Die mikroskopische Untersuchung eines Controlsprosses ergab ferner, dass durch die 17 stündige Abkühlung der Stärkegehalt der Stärkescheide keine Verminderung erfahren hatte.

Nun liesse sich noch einwenden, dass vielleicht nach länger andauernder Abkühlung, wie sie die Freilandpflanzen im December und Januar erfahren hatten, die Sensibilität der Plasmahäute so sehr geschädigt sei, dass nach Uebertragung der Pflanzen in das warme Laboratorium die normale Empfindlichkeit nicht schon in

den ersten Stunden zurückkehre. Dieser Einwand ist vor kurzem von Noll[1]) erhoben worden. Dagegen möchte ich nun nochmals bemerken, dass die Freilandpflanzen in jenen Monaten durchaus keiner anhaltend starken Abkühlung unterworfen waren. Das mittlere tägliche Temperaturmaximum betrug im December 4,1°, im Januar sogar 5,2° C. und da noch dazu an vielen Tagen die Sonne schien, welche meine Versuchspflanzen direct bestrahlte, so war ihre Erwärmung immer wieder beträchtlich genug, um ihre geotropische Reizbarkeit wenigstens soweit intact zu erhalten, dass sie nach Uebertragung der Sprosse in den erwärmten Versuchsraum sehr bald wieder ihre normale Grösse erreichen konnte. Wenigstens liegt gar kein Grund vor, das Gegentheil anzunehmen.

Analoges gilt auch für die Reizleitung. Czapek[2]) nimmt auf Grund seiner Versuchsergebnisse an, dass „so lange die Perception besteht, auch Reizleitung erhalten bleibt". Für abgekühlte *Lupinus*-Wurzeln ergab sich bei + 5° C. eine Leitungsgeschwindigkeit von 10 Minuten, bei + 2° C. eine solche von 20 Minuten. Da in den meisten Stengeltheilen der geotropische Reiz von jener Zone percipirt wird, in welcher die Reizreaction stattfindet[3]), so kann es sich hier bloss um Reizleitung auf geringe Entfernungen hin handeln, nämlich aus dem Perceptionsorgan, der Stärkescheide, in das benachbarte Mark- und Rindengewebe, woselbst die Förderung resp. Hemmung des Wachsthums ausgelöst wird. Diese Querleitung hätte innerhalb der 24 Stunden, während welcher die entstärkten Sprosse am Klinostaten bei 18—20° C. rotirten, gewiss mit hinreichender Schnelligkeit und Intensität stattfinden können, wenn es überhaupt zur Reizperception gekommen wäre.

Was endlich die Beeinflussung der Reizreaction, der Krümmungsfähigkeit, durch die vorausgegangene Abkühlung betrifft, so geht schon aus dem oben p. 476 mitgetheilten Versuche hervor, dass die normale Reactionsfähigkeit der Sprosse nach Uebertragung in günstige Temperaturen jedenfalls schon nach einigen Stunden wiederkehrt. Dasselbe lehrte auch ein Versuch mit entstärkten, direct aus dem Freien in das warme Laboratorium gebrachten Sprossen, die horizontal in die Sandkammer gesteckt nach etwa sechs Stunden bereits den Beginn der geotropischen Aufwärts-

1) Fr. Noll, Zur Controverse über den Geotropismus. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XX. Bd., p. 423.

2) Fr. Czapek, Weitere Beiträge etc., l. c., p. 222.

3) Vergl. Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus, l. c., p. 269.

krümmung erkennen liessen. Wie oben mitgetheilt wurde, tritt nämlich schon nach 5 Stunden regenerirte bewegliche Stärke in den an die Stärkescheide angrenzenden grossen Markstrahlzellen auf. Innerhalb 24 Stunden verstärkten sich jene Krümmungen stets in sehr ansehnlicher Weise. Wenn also aus dem Freien ins Laboratorium gebrachte Sprosse, nach 2—2½ stündiger Induction, am Klinostaten innerhalb 24 Stunden nicht die geringste geotropische Krümmung zeigten, so konnte dies nicht auf ihrer mangelnden Krümmungs- resp. Reactionsfähigkeit beruhen. Die Ursache lag im Perceptionsapparat, in dem die als Statolithen fungirenden Stärkekörner fehlten.

Linum usitatissimum. Eine überwinternde Pflanze hatte zahlreiche 8—12 cm lange Laubsprosse getrieben, die theils aufrecht, theils mehr minder horizontal, theils schräg aufwärts oder abwärts orientirt waren. Die am 27. December 1901 vorgenommene Untersuchung eines aufrechten Sprosses ergab, dass die Stärkescheide lebhaft grüne Chlorophyllkörner ohne Stärkeeinschlüsse enthielt. Nur ausnahmsweise waren in ihnen noch winzige Stärkekörnchen nachweisbar. Die Chlorophyllkörner waren den unteren Querwänden aufgelagert. Sowohl in der Rinde wie im Mark waren die Chlorophyllkörner vollkommen stärkefrei.

Die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide erfolgte bei einer Temperatur von 18—20° C. ebenso rasch wie bei *Linum perenne.* Dementsprechend zeigten in der Sandkammer horizontal aufgestellte Sprosse nach 24 Stunden bereits sehr ausgiebige geotropische Krümmungen.

Die Klinostatenversuche ergaben dasselbe Resultat wie bei *Linum perenne.* Als Beispiel führe ich folgenden Versuch an:

Am 7. Januar wurden zwei aus dem Freien direct ins Laboratorium gebrachte vollkommen gerade Zweige 3 Stunden lang in horizontaler Lage dem Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt. Dann wurden sie am Klinostaten um eine horizontale Achse rotiren gelassen. Innerhalb 24 Stunden trat nicht die geringste geotropische Krümmung auf. Dann erfolgte nach Herstellung frischer Schnittflächen abermals eine 3 stündige Induction in horizontaler Lage. Am Klinostaten rotirend zeigten nunmehr beide Zweige nach 4 Stunden geotropische Krümmungen. Der Krümmungswinkel betrug 15° und 35°. Nach 24 Stunden waren die Krümmungen autotropisch fast vollständig ausgeglichen.

Capsella bursa pastoris. Zu den Versuchen wurden Inflorescenzachsen in verschiedenen Entwickelungsstudien verwendet. Am 5. Januar war die Stärkescheide sowohl in den älteren wie in den jüngeren Stengeltheilen stärkefrei. Ebenso Mark und Rinde.

Ich habe mit dieser Pflanze nur wenige Versuche ausgeführt, die übereinstimmende Ergebnisse lieferten. Zwei davon seien hier beschrieben:

Am 7. Januar wurde eine Inflorescenzachse aus dem Freien ins Laboratorium gebracht und in horizontaler Lage 3 Stunden lang exponirt. Nach 4 stündiger Rotation am Klinostaten war keine geotropische Krümmung eingetreten; ebensowenig nach 24 Stunden. Nach neuerlicher 3 stündiger Exposition in der Horizontallage war die Achse schon am Ende der Expositionszeit um 45° geotropisch aufwärts gekrümmt. Nach 4 stündiger Rotation am Klinostaten betrug der Krümmungswinkel 55°. Die mikroskopische Untersuchung ergab jetzt, dass in den Chlorophyllkörnern der Stärkescheide reichlich Stärke vorhanden war.

Sehr bemerkenswert war folgender Versuch. Am 14. Januar wurden zwei aus dem Freien ins Laboratorium gebrachte Inflorescenzachsen 2 Stunden lang horizontal exponirt. Die eine war noch jung, die andere älter, bereits mit grünen Schötchen versehen. Nach 5 stündiger Rotation zeigte die jüngere Achse eine deutliche geotropische Krümmung, die ältere war ganz gerade. Die sofortige mikroskopische Untersuchung lehrte nun, dass in der jüngeren Achse die Stärkescheide ziemlich reichlich feinkörnige Stärke enthielt, während sie in der älteren stärkefrei war. In der jüngeren Achse war aus irgend einem Grunde die vollständige Auflösung der Stärke unterblieben, oder die Stärke wurde ungewöhnlich rasch regenerirt, so dass die Perception des geotropischen Reizes möglich war. Es ist dies auch deshalb von besonderem Interesse, weil daraus klar hervorgeht, dass die geotropische Empfindlichkeit der Plasmahäute, nach vorausgegangener längerer Abkühlung, bei einer Temperatur von 18—20° schon in den ersten 2 Stunden gross genug ist, um die Reizperception zu ermöglichen. Wenn diese in anderen Fällen ausbleibt, so kann dies also nur auf dem Mangel an Stärkekörnern beruhen.

Ruta graveolens. Die Versuche mit dieser Pflanze lieferten in mehrfacher Hinsicht ein interessantes Ergebniss. Anfangs Januar waren in den aufrechten Laubsprossen Mark und Rinde ganz stärkefrei, ebenso auch die Stärkescheide. In der primären Rinde fielen

einzelne Zellen durch ihren Stärkereichthum auf. Dieselben waren aber mehr weniger collabirt, ihr Plasmakörper abgestorben. Offenbar waren dies Zellen, die schon zu einer Zeit zu Grunde gingen, als noch die ganze Rinde stärkereich war.

Am 4. Januar in horizontaler Stellung in die Sandkammer gesteckte Zweige (Temp. 18—20° C.) zeigten nach 3 Tagen noch gar keine geotropische Krümmung. In der Stärkescheide und nur in dieser — waren zu dieser Zeit bereits Stärkekörner vorhanden, allein dieselben waren nicht beweglich, die Chlorophyllkörner, in denen sie auftraten, waren dicht um den Zellkern zusammengeballt, der keine bestimmte Lage aufwies. Am 5. Tage zeigten die Zweigspitzen eine schwache Aufwärtskrümmung, am 6. war sie stärker, am 7. hatte sich die oberste 7—8 cm lange Stengelpartie in scharfem Bogen aufwärts gekrümmt. Der Erhebungswinkel betrug 30—60°. Die Stärkescheide enthielt nun reichlich grosskörnige Stärke, die unabhängig vom Zellkern den unteren Zellwänden angelagert war. Diese Loslösung vom Zellkern war schon am 5. Tage zu beobachten.

Bei *Ruta graveolens* geht also die Regeneration der Stärke in der Stärkescheide verhältnissmässig langsam vor sich. Ueberdies sind die Stärkekörner anfänglich dem richtenden Einfluss der Schwerkraft entzogen und um den Zellkern zusammengeballt. Dementsprechend kommt es auch noch nicht zur Perception des Schwerkraftreizes. Erst wenn die grösser gewordenen Stärkekörner sich vom Zellkern loslösen und leicht beweglich werden, wird der Schwerkraftreiz percipirt und die Krümmung ausgelöst.

Die Versuche mit *Ruta graveolens* sind auch deshalb lehrreich, weil wohl niemand behaupten dürfte, dass die geotropische Empfindlichkeit der Plasmahäute beim Aufenthalte im geheizten Laboratorium erst nach 5 Tagen wiedergekehrt sei.

Das Hauptergebniss der vorliegenden Beobachtungen und Versuche lässt sich in den Satz zusammenfassen:

Negativ geotropische Stengel, die durch anhaltend niedere Temperaturen stärkefrei geworden sind und auch in der Stärkescheide keine Stärke mehr aufweisen, sind nicht im Stande, bei höherer Temperatur geotropische Krüm-ungen auszuführen, solange die Stärke fehlt. Erst nach r Regeneration beweglicher Stärkekörner sind wieder otropische Krümmungen möglich. Jenes Unvermögen nn nach dem Mitgetheilten nicht auf fehlender Sensi-

bilität, Reizleitung oder Reactionsfähigkeit, sondern nur darauf beruhen, dass die als Statolithen fungirenden Stärkekörner fehlen, infolge dessen die sensiblen Plasmahäute nicht gereizt werden können.

Ich erblicke daher in den mitgetheilten Versuchsergebnissen einen einwandfreien Beweis zu Gunsten der Statolithentheorie des Geotropismus.

Von Vöchting[1]) wurde vor einigen Jahren gezeigt, dass die Laubsprosse gewisser krautiger Gewächse, speciell von *Mimulus Tilingii* „bei hoher Temperatur emporwachsen, bei niedriger dagegen horizontale Richtung behalten oder, wenn schon in die aufrechte Stellung übergegangen, wieder annehmen". „Bei niedriger Temperatur verhalten sich die Triebe also wie plagiotrope, bei hoher wie orthotrope Gebilde." Vöchting giebt nicht an, wie er sich diesen Einfluss der Temperatur auf die Sprossrichtung eigentlich vorstellt. Er spricht von einer „besonderen Eigenschaft", auf der dieser Einfluss beruht und schlägt für sie die Bezeichnung „Psychroklinie" vor. Eine Umstimmung der geotropischen Eigenschaften der Sprosse durch den Temperaturwechsel scheint er also nicht im Auge zu haben, wenigstens spricht er nicht davon. —

Den Nachweis, dass es sich bei den psychroklinischen Bewegungen mancher Pflanzen thatsächlich um geotropische Bewegungen handelt, hat Lidforss[2]) für *Holosteum umbellatum* und *Lamium purpureum* zu erbringen gesucht. Im Freien bei niedriger Temperatur gezogene Topfkulturen mit horizontal wachsenden Stengeln wurden bei 20 – 30° am Klinostaten in solcher Lage befestigt, dass die Wirkungen der Schwerkraft und des Lichtes aufgehoben wurden. Es traten keine Krümmungen ein; die Stengel wuchsen autotropisch in der vorher eingeschlagenen Richtung weiter. Die bei erhöhter Temperatur eintretenden Krümmungsbewegungen sind also geotropischer Natur. Dass die Aufwärtskrümmung der horizontalen Stengel bei höherer Temperatur auf negativem Geotropismus beruhe, war aber von vornherein wahrscheinlich. Dagegen

1) H. Vöchting, Ueber den Einfluss niedriger Temperatur auf die Sprossrichtung. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XVI. Bd., 1898, p. 37 ff.

2) B. Lidforss, Några fall af psykroklini, Botaniska Notiser 1901, Heft 1. Mir nur durch das ausführliche Referat im Botan. Centralblatt, 1901, 88. Bd., p. 169, bekannt.

ist Lidforss den stricten Beweis, dass das Annehmen der Horizontallage bei niedriger Temperatur auf Transversal-Geotropismus beruhe, schuldig geblieben. Wenigstens wird in dem Referate des Botan. Centralblattes kein Klinostatenversuch erwähnt, in welchem aufrecht wachsende Pflanzen bei der Rotation am Klinostaten einer niedrigen Temperatur ausgesetzt worden wären. Wenn auch bei diesem Versuche jede Krümmung unterbleiben würde, dann wäre freilich der Transversal-Geotropismus der Sprosse bei niedriger Temperatur erwiesen. Er wird allerdings durch die Beobachtung sehr wahrscheinlich, dass bei niederer Temperatur die künstlich aus ihrer Lage gebrachten *Holosteum*-Stengel immer wieder in die Horizontallage zurückkehren. Immerhin bedarf diese Frage, auch im Hinblick auf die letzten Arbeiten Baranetzky's[1]) und Wiesner's[2]), einer erneuten Untersuchung.

Wenn nun thatsächlich die bei niederen Temperaturen horizontale Lage der Laubsprosse mancher Pflanzen auf Transversal-Geotropismus beruhen sollte, so müssten nach der Statolithentheorie mindestens in dem Zeitraum, in dem sich bei Temperaturwechsel die geotropischen Bewegungen vollziehen, in der Stärkescheide bewegliche Stärkekörner vorhanden sein. Für den Uebergang aus der Vertical- in die Horizontallage ist das ohne weiteres anzunehmen, denn die Zweige haben sich ja in höherer Temperatur befunden und die Stärke wird bei Temperaturerniedrigung nur langsam aufgelöst. Wenn andererseits der Uebergang aus der Horizontal- in die Verticallage nicht zu rasch erfolgt — etwa innerhalb eines Tages —, so kann die geotropische Reizung ganz gut durch regenerirte Stärke bewirkt werden. Ist aber die geotropische Aufwärtskrümmung nach Eintritt höherer Temperatur eine sehr rasche, so müssen die Stärkekörner wohl auch bei niederer Temperatur erhalten geblieben sein.

Horizontal wachsende *Holosteum*-Pflanzen zeigen bei 20—30° nach Lidforss schon nach 1½ Stunden die geotropische Aufwärtskrümmung des oberen Theiles ihrer obersten Internodien. Da wird wohl die Stärke durch die vorherige Temperaturerniedrigung überhaupt nicht zum Verschwinden gebracht worden sein.

Lamium purpureum ist nach Lidforss eine ausgesprochen „[…]hrokline“ Pflanze. Am 7. Januar 1901 fand ich die Stengel

[1]) Flora, Bd. 89, 1901, p. 138.
[2]) Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 20. Jahrg., 1902, p. 321.

in horizontaler Lage, dem Boden anliegend, nur ihre Spitzen waren geotropisch aufgerichtet. Die Stärkescheide enthielt in jedem Chlorophyllkorn ein einziges ziemlich grosses Stärkekorn. Sonst war der Stengel bis auf die Spaltöffnungszellen vollkommen stärkefrei. In diesen waren theils Stärkekörner, theils Fetttröpfchen vorhanden. Bei *Stellaria media* ist nach Lidforss die Psychroklinie weniger ausgeprägt. Ich fand die Pflanzen schon am 3. November ganz horizontal ausgebreitet; bloss die jüngsten Internodien waren schwach geotropisch aufwärts gekrümmt. Die Chlorophyllkörner der Stärkescheide in den jüngeren Stengelknoten enthielten ziemlich grosse Stärkekörner. Ein am genannten Tage horizontal in die Sandkammer gestellter Spross war bei 18° nach 24 Stunden schön geotropisch aufgerichtet. Der Krümmungswinkel des jüngsten Stengelknotens betrug 40°, des zweitjüngsten 7°.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass Stengelorgane, die auch bei anhaltend niederen Temperaturen negativ geotropische Krümmungen ausführen, normale, d. h. stärkehaltige Stärkescheiden besitzen. Das ist z. B. bei den Inflorescenzachsen von *Bellis perennis* und in den Blüthenstielen von *Primula acaulis* der Fall.

VI. Charakteristik des geotropischen Reizes.

1. Der Schwerkraftreiz beruht auf dem Druck fester Körperchen.

Um den Schwerkraftreiz näher zu charakterisiren, ist vor allem die Feststellung der Thatsache nothwendig, dass die geotropische Reizung der Plasmahäute nur durch den Druck fester Körperchen, nicht aber durch den Druck einer Flüssigkeitssäule bewirkt werden kann. Das ist der Hauptsatz der Statolithentheorie.

Es war zuerst Pfeffer[1]), der die Möglichkeit ins Auge fasste, dass die Schwerkraft durch Herstellung eines Druckunterschiedes in der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Pflanzentheiles auslösend wirkt. Er hat dabei an den Druck einer Wassersäule gedacht, wobei er mit Recht hervorhob, dass die Geringfügigkeit des etwa einer Wassersäule von der Höhe eines Wurzelquerschnittes entsprechenden Druckes nicht als Gegengrund geltend

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., II. Bd., p. 331.

gemacht werden könne; denn schon sehr leichte Körper vermögen an sensitiven Organen wirksam Contactreize auszuüben.

Vor kurzem hat auch Noll[1]) die Frage aufgeworfen, ob das Gewicht des Körnerplasmas und des Zellsaftes als Vermittler des Gravitationsreizes dienen könne. Er verneint diese Frage ohne weiteres aus dem Grunde, weil er sich schwer vorstellen kann, wie im Hinblick auf die Grösse des Turgordruckes „das geringe Gewicht des flüssigen, resp. halbflüssigen Zellinhaltes einseitig noch besonders percipirt werden könne. Es wird unterhalb der Schwelle für Unterschiedsempfindlichkeit bleiben". Nun ist aber das Gewicht der Stärkekörner, oder anderer discreter Körperchen, die auf den physikalisch unteren Plasmahäuten eines horizontal gelegten Stengels lasten, um ein Vielfaches geringer, als das Gewicht der entsprechenden Zellsaftsäule; man kann also von vornherein nicht sagen, dass der Druck des Zellsaftes nicht ausreiche, um die Reizperception zu ermöglichen. Solange man bloss schlechtweg an einen „Druck" denkt, unbekümmert darum, wie er zu Stande kommt, müsste man im Gegentheile den Druck des Zellsaftes für geeigneter halten, den Schwerkraftreiz zu vermitteln, als den Druck der Stärkekörner, denn der Zellsaft ist doch viel schwerer als die vorhandene Stärke.

Dass es sich bei der geotropischen Reizung um den Druck fester Körperchen und nicht um den Druck einer Flüssigkeitssäule handelt, muss also experimentell bewiesen werden. Dieser Beweis wird durch die im vorigen Capitel mitgetheilten Versuche mit stärkelosen Stengeln geliefert: wenn durch niedere Temperaturen entstärkte Laubsprosse von *Linum perenne* u. a. auch bei höherer Temperatur den Schwerkraftreiz solange nicht percipiren, als die Stärke in der Stärkescheide fehlt, so folgt daraus natürlich nicht bloss, dass die Stärkekörner die Vermittler des Schwerkraftreizes vorstellen, sondern gleichzeitig auch der Satz, dass der Druck des Zellsaftes auf die sensiblen Plasmahäute nicht als Reiz empfunden wird. Es müssen discrete, rel. feste Körperchen sein, die durch ihren Druck den Reiz bewirken.

Diese wichtige Eigenthümlichkeit hat also die geotropische Reizbarkeit mit der Contactreizbarkeit gemein, wie sie uns bei den Ranken entgegentritt. Bekanntlich können

1) Fr. Noll, Zur Controverse über den Geotropismus. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., XX. Jahrg. 1902. p. 425.

Ranken nur durch Berührung und Reibung seitens fester Körper, nicht aber durch den Anprall von Wassertropfen gereizt werden. Es müssen also, wie Pfeffer[1]) sich ausdrückt, „discrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoss oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagirt die Ranke nicht, sobald der Stoss alle Punkte eines grösseren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so dass also die Compression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht". — Von mir[2]) wurde dann genauer dargelegt, welcher Art die Deformation der sensiblen Plasmahäute sein muss, damit Reizperception stattfinden könne. Für einen streng radialen Druck, wie er durch sehr grosse Reizflächen, die sich der Oberfläche des Organs anschmiegen (Wasser, Quecksilber, erstarrte aber noch weiche Gelatine) erzielt wird, beziehungsweise für die dadurch hervorgerufene Deformation (Zusammendrückung) ist das sensible Plasma unempfindlich. Wenn aber sehr kleine Reizflächen — ein fester Körper mit seinen Unebenheiten — auf das Organ drücken, dann entstehen ausser der radialen Druckspannung auch noch tangentiale Druck- und Zugspannungen, für die allein die Plasmahaut empfindlich ist.

Analog liegen die Verhältnisse bei der Perception des Schwerkraftreizes. Der radiale Druck, den der Zellsaft und das Körnerplasma auf die sensiblen Plasmahäute der Längswände des horizontal gelegten Organes ausüben, wird nicht percipirt. Die auf der Plasmahaut lastenden und in dieselbe ev. auch etwas einsinkenden Stärkekörner dagegen müssen Deformationen hervorrufen, die zum Theil wenigstens in tangentialen Verschiebungen bestehen, also tangentiale Spannungen voraussetzen. Das Ergebniss des Versuches mit der weichen Thonscheibe, in die eine kleine Holz- oder Metallscheibe eingedrückt wird, das ich zur Illustrirung der tangentialen Spannungen in den Aussenwänden einer von einem festen Körper berührten Ranke angeführt habe[3]), kann ebenso auch zur Verdeutlichung der Deformationen dienen, die ein auf die Plasmahaut drückendes Stärkekorn in dieser hervorrufen muss.

1) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, I. Bd., p. 483 ff.

2) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize, Leipzig 1901, p. 122 ff.

3) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, p. 131.

2. Die geotropische Reizung wird durch statischen Druck bewirkt.

Bei den Ranken ist die Reizung der sensiblen Plasmahaut durch directe Berührung nicht möglich. Immer ist zwischen dem reizenden Körper und der Plasmahaut die relativ feste und elastische Zellwand ausgespannt. durch die hindurch sich der Reiz erst mechanisch fortpflanzen muss. Vielleicht ist dies einer der Gründe, wesshalb bei den Ranken ein durch allmähliches Andrücken erzielter constanter Druck wirkungslos bleibt und bloss rasch verlaufende Compressionen zur Reizung führen. Ranken werden nur durch Stösse gereizt, die überdies mehrere Male rasch hintereinander sich einstellen müssen.

Anders verhält sich die Sache bei der geotropischen Reizung. Der drückende Körper, das Stärkekorn, sinkt durch das Körnerplasma bis unmittelbar zur Plasmahaut hinab, drückt auf diese und bewirkt so streng locale Deformationen, worunter die tangentialen Verschiebungen als Reiz empfunden werden. Müssen nun diese Deformationen ebenso wie bei den Ranken, stossweise erfolgen, oder genügt zur Reizperception jener langsamere Verlauf der Deformationen, wie er durch constanten Druck erzielt wird? Ich habe bereits bei früherer Gelegenheit[1]) hervorgehoben, dass es sich bei der geotropischen Sensibilität wahrscheinlich um eine Empfindlichkeit für statischen Druck handelt. „Denn die Umlagerung der Stärkekörner geht zwar verhältnissmässig rasch vor sich, ist aber natürlich lange nicht schnell genug, um zu Stosswirkungen zu führen. Allerdings könnten solche Stosswirkungen durch Schwingungen des umgebenden Mediums zu Stande kommen."

Eine bestimmte Antwort auf jene Frage kann wieder nur auf experimentellem Wege erreicht werden. Es ist festzustellen, ob auch bei möglichst zitterfreier Aufstellung der Versuchspflanzen geotropische Krümmungen zu Stande kommen? Handelte es sich auch bei der geotropischen Reizung um sich wiederholende Einzelstösse, so dürften die Versuchspflanzen keine geotropischen Krümmungen ausführen, oder dieselben müssten, da eine absolut zitterfreie Aufstellung kaum zu bewerkstelligen ist, erst sehr spät eintreten. Die mit den Epikotylen von *Vicia faba* und *Phaseolus multiflorus*, der Keimblattscheide von *Zea Mais* und den Wurzeln von *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Zea Mais* angestellten

1) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, p. 142, 3. Anm.

Versuche, die in dem für zitterfreie Aufstellung eingerichteten Raume des hiesigen physikalischen Institutes ausgeführt wurden[1]), lieferten nun das Ergebniss, dass bei einer Temperatur von 15 bis 16° C. schon nach wenigen Stunden die schönsten geotropischen Krümmungen eintreten. Auch bei möglichst zitterfreier Aufstellung erfolgen also die geotropischen Krümmungen in gewohnter Weise. Daraus geht bestimmt hervor, dass die geotropische Reizung schon durch den statischen Druck fester Körperchen erzielt wird[2]).

Durch den constanten Druck der Stärkekörner auf die Plasmahaut werden also allmählich Deformationen bewirkt, die nach Ablauf eines gewissen Zeitraums jene Grösse erreichen, bei welcher eine erfolgreiche, d. h. zur geotropischen Krümmung führende Perception des Reizes stattfindet.

3. Die Wanderzeit der Stärkekörner und die geotropische Präsentationszeit.

Es ist nunmehr die Frage aufzuwerfen, welcher Zeitraum im allgemeinen erforderlich ist, damit der statische Druck der Stärkekörner die zur Auslösung des Reactionsvorganges nothwendige Deformirung des sensiblen Plasmas bewirken könne. Diese Frage steht im nächsten Zusammenhange mit einer anderen Frage, die das Verhältniss der „Präsentationszeit“ zur „Wanderzeit der Stärkekörner“ betrifft.

Unter der „Präsentationszeit“ verstehe ich im Anschluss an Czapek die minimale Reizungsdauer, die eben noch zur erfolgreichen Perception des Reizes führt[3]). Als „Wanderzeit der

1) Für die Benutzung dieses Raumes bin ich meinem verehrten Collegen, Herrn Hofrath Prof. L. Pfaundler zu bestem Dank verpflichtet.

2) Wenn Jost (Biolog. Centralbl., 22. Bd., p. 176, Anm.) sagt, dass Czapek „bei jeder geotropischen Reizung eine Summirung von Einzelstössen“ annehme, um den Erfolg der intermittirenden Reizung zu erklären, so beruht das offenbar auf einem Missverständniss. Czapek spricht an der betreffenden Stelle (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 206) von einer „Summirung von Einzelanstössen“ und nicht von „Einzelstössen“, ferner von den „zeitlich gehäuften Impulsen der continuirlichen Reizung“, und „kurzen Einzeleindrücken“. Der Ausdruck „Einzelanstösse“ ist bei Czapek synonym mit „Partialreizungen“, ein Ausdruck, den Czapek gleichfalls gebraucht. — Solche Partialreizungen müssen aber natürlich nicht Einzelstösse sein.

3) Czapek definirt die Präsentationszeit in seinen „Weiteren Beiträgen“, p. 183 als die „minimale Reizungsdauer, welche eben noch zur Perception des Reizes führt“. Das ist allerdings nicht ganz genau ausgedrückt, es ist aber klar, dass auch Czapek

Stärkekörner" bezeichne ich die Zeitdauer, welche die Stärkekörner in ihrer Gesammtheit benöthigen, um bei Horizontallage des Organs von den Querwänden auf die Längswände der Perceptionszellen hinüberzugleiten.

In meiner ersten Mittheilung habe ich darauf hingewiesen, dass die Umlagerungsdauer der Stärkekörner (15—20 Minuten) ungefähr der geotropischen Präsentationszeit entspreche. Es sollte damit nicht mehr gesagt sein, als dass die Umlagerung der Stärkekörner schnell genug vor sich geht, um die relativ kurzen Präsentationszeiten, die Czapek festgestellt hat, verständlich zu machen. Neuere Untersuchungen haben mich nun gelehrt, dass die Wanderzeit der Stärkekörner bei den untersuchten Stengelorganen viel kürzer ist als die Präsentationszeit.

Zur Ermittelung der Wanderzeit benutzte ich zuerst nicht zu dünne Längsschnitte, an denen die Umlagerungen der Stärkekörner mit dem Horizontalmikroskop direct beobachtet wurden. Es stellte sich aber heraus, dass die durch den Wundreiz ausgelösten Plasmaströmungen in den Zellen der Stärkescheide die normale Umlagerung der Stärkekörner störend beeinflussten. Es wurde desshalb von dieser Methode abgesehen und an rasch angefertigten Längsschnitten, die in Pausen von 2—3 Minuten hergestellt wurden, der jeweilige Stand der Umlagerung beobachtet. Es stellten sich dabei nicht unbeträchtliche Unterschiede in den einzelnen Zellen derselben Stärkescheide heraus, so dass die unten mitgetheilten Zahlen nur annähernd richtige Mittelwerthe darstellen. — Die Präsentationszeit wurde in der Art ermittelt, dass horizontal gelegte Stengel von 5 zu 5 Minuten auf den Klinostaten gebracht wurden, wo sie um eine horizontale Achse rotirten. Dann wurde festgestellt, nach welcher Expositionsdauer sich eine schwache geotropische Nachkrümmung zeigte. Natürlich handelt es sich auch hierbei nur um Annäherungswerthe. Die Temperatur betrug 18—19°.

Nachstehende Tabelle enthält die Versuchsresultate:

	Wanderzeit	Präsentationszeit
	in Minuten	
Capsella bursa pastoris, Inflorescenzachse . .	8	25
Rumex acetosa, Inflorescenzachse	10	25

eine erfolgreiche, d. h. eben noch zur geotropischen Nachkrümmung führende Perception gemeint hat. Der Widerspruch, den Noll (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., 20. Jahrg., p. 413) zwischen Czapek's früherer und neuerer Definition der Präsentationszeit zu erblicken meint, besteht demnach nicht.

	Wanderzeit	Präsentationszeit
	in Minuten	
Ranunculus acer, Blüthenstiel	10	25
Taraxacum officinale, Blüthenschaft	15	30
Tradescantia virginica, mittlerer Knoten eines Sprosses	20	30

Bei den Wurzeln dürfte sich die Sache ähnlich verhalten, wobei allerdings der Unterschied zwischen Wanderzeit und Präsentationszeit ein geringerer zu sein scheint. Nach den Beobachtungen von Němec dürfte die Wanderzeit im Durchschnitt ca. 15 Minuten betragen. Czapek[1]) bestimmte für die Keimwurzeln von *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea Mais*, *Curcurbita Pepo* eine Präsentationszeit von 20 Minuten. Bei *Vicia faba* ist aber die Differenz eine sehr grosse. Ich bestimmte die Wanderzeit zu ca. 18 Minuten, die Präsentationszeit beträgt nach Czapek 50 Minuten.

Wir haben uns demnach nach der Statolithentheorie den Ablauf des Perceptionsvorganges folgendermassen vorzustellen.

In dem Momente, als das orthotrope Organ, Stengel oder Wurzel, horizontal gelegt wird, beginnt mit dem einseitigen Druck der Stärkekörner die Perception. Der anfänglich ganz schwache Reiz wird immer stärker, je mehr Stärkekörner von den Querwänden auf die Längswände hinüberwandern. Sind alle Stärkekörner auf den Längswänden angesammelt, so ist die Reizung am stärksten, sie hat aber in diesem Zeitpunkte die Reizschwelle für den Reactionsvorgang noch nicht erreicht. Die Stärkekörner müssen noch eine Zeit lang auf die Plasmahaut drücken, resp. in diese einsinken, bis die dadurch erzielten Deformationen so gross geworden sind, dass die Reizkrümmung ausgelöst wird. Dieser Zeitraum beträgt bei den untersuchten, geotropisch sehr empfindlichen Stengeln ungefähr 10—17 Minuten. Bei Grasknoten und manchen Stengelorganen, deren Präsentationszeit einige Stunden beträgt, ist jener Zeitraum entsprechend länger. Sehr kurz ist er im allgemeinen bei Wurzeln (ca. 10 Minuten), doch giebt es auch hier Ausnahmen; bei *Vicia faba* beläuft er sich auf etwas über 30 Minuten.

4. Die Perception bei stossweiser Reizung.

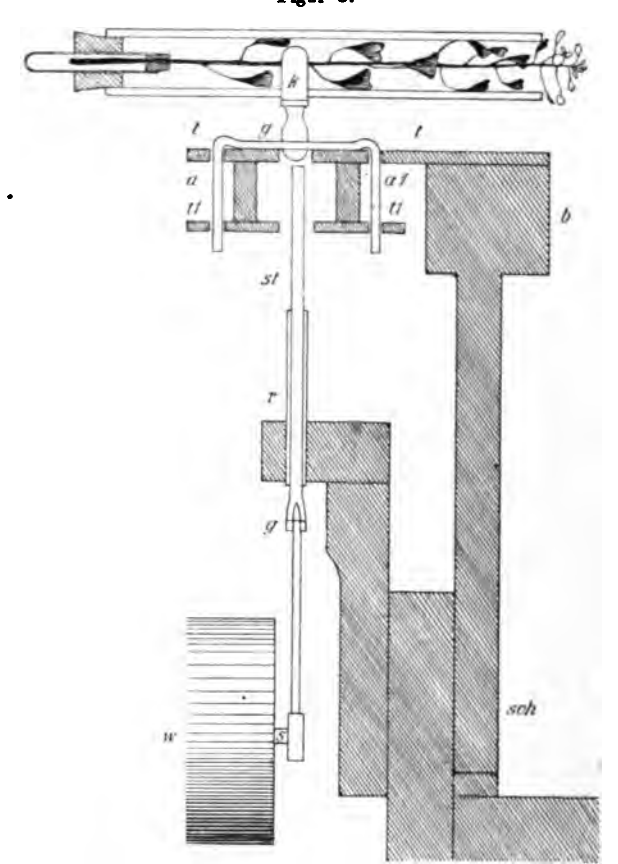
Wenn auch, wie wir oben gesehen haben, bei statischem Druck der Stärkekörner die allmähliche Deformation des sensiblen Plasmas

1) Fr. Czapek, Weitere Beiträge, l. c., p. 184.

rasch genug erfolgt, um nach bestimmter Zeit die Reizschwelle für den Reactionsvorgang zu erreichen, so ist doch die Frage berechtigt, ob nicht durch wiederholte Stosswirkungen jene Deformation beschleunigt, die Präsentationszeit mithin abgekürzt wird.

Bei den Versuchen, die ich zur Beantwortung dieser Frage durchgeführt habe, handelte es sich um ein rasches Schütteln,

Figur 3.



Schüttelapparat in der Längsschnittansicht, ²/₃ der natürl. Grösse. Erklärung im Text.

resp. Stossen der Organe in der Verticalebene, während sie selbst sich in der Horizontallage befanden.

Der Apparat, den ich zu diesen Versuchen verwendete (Fig. 3), wurde von dem Laboranten des bot. Instituts, H. Gasser, angefertigt und ist folgendermassen gebaut.

Die rotirende Welle *w*, die durch einen Wassermotor in Bewegung gesetzt wird, bringt durch ihren schwach excentrischen Metallstift *s* die bei *g* mit einem Gelenk versehene metallene Stossstange *st* in eine stossende Auf- und Abbewegung. Die Führung der Stossstange besorgt die an einem hölzernen Stativ befestigte Metallröhre *r*. Das obere Ende der Stossstange durchsetzt das untere kreisrunde Loch des hölzernen Doppeltisches t, t^1, der auf einer Seite an den Holzbalken *b* genagelt ist. Dieser lässt sich in einem bei *sch* angebrachten (in der Zeichnung nicht dargestellten) Schlitten mit Reibung auf- und abschieben, sodass der Abstand der oberen Tischfläche vom Ende der Stossstange zu reguliren ist. Auf dem Doppeltisch liegt die Metallgabel *g*, deren beide Arme a, a^1 in entsprechend weiten Löchern beider Tischplatten ohne Reibung auf- und abbewegt werden können. In der Mitte trägt das horizontale Mittelstück der Gabel auf seiner Unterseite, genau über der Endfläche der Stossstange, einen halbkugeligen Knopf. Darüber trägt die Gabel die federnde Klemme *k*, die zum Festhalten der Glasröhren oder des Glasgefässes bestimmt ist, in dem das Versuchsobject in der Horizontallage fixirt wird.

Ist der Apparat in Bewegung, so stösst die Stossstange von unten auf den Knopf der Gabel und hebt diese empor. Die „Stosshöhe“ kann durch die oben erwähnte Schlittenvorrichtung von 3 mm bis auf Bruchtheile eines Millimeters verringert werden. Gewöhnlich kamen ganz geringe Stosshöhen zur Verwendung. Mittelst verschieden grosser Drehscheiben liess sich die Zahl der Stösse pro Secunde reguliren. Bei meinen Versuchen betrug die Anzahl der Stösse 5—15 pro Secunde.

Die betreffenden Laubsprosse oder Inflorescenzachsen wurden mit ihrem unteren Ende in einseitig zugeschmolzene, mit Wasser gefüllte Glasröhrchen gesteckt und durch Korkkeile darin fixirt. Dann gelangten sie in entsprechend weite Glasröhren und wurden nun an beiden Enden durch Kork- und Baumwollpfropfe fixirt, so dass sie beim Schütteln in horizontaler Lage keine Biegungen erfahren konnten. Dies war nothwendig, um die Baranetzky'sche „Gegenkrümmung“ nach mechanischer Verbiegung auszuschliessen, die leicht geotropische Krümmungen vortäuschen könnte. — Bei Verwendung von Keimlingen mit kurzen, steifen Hauptwurzeln war diese Vorsicht nicht nöthig. Dieselben wurden mittelst Stecknadeln in Glascylindern an Korkstückchen befestigt. Glasröhren und Glascylinder waren theilweise mit nassem Filterpapier ausgekleidet.

Während des Schüttelns wurde der ganze Apparat mit einem innen geschwärzten Blechkasten zugedeckt.

Nach 3—10 Minuten langem Schütteln, resp. Stossen wurden die Versuchsobjecte aus den Glasröhren herausgenommen und am Klinostaten um eine horizontale Achse rotiren gelassen. Natürlich war für die Sättigung der Luft mit Wasserdampf und für vollständige Verdunkelung gesorgt. Die Temperatur betrug bei den im Sommer mit Stengeln durchgeführten Versuchen 19—22° C., bei den im Herbste mit Wurzeln durchgeführten 16—18°.

Als Versuchsobjecte dienten Blüthenschäfte von *Taraxacum officinale*, Blüthenstiele von *Ranunculus acer*, Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris*, *Rumex acetosa*, *Plantago lanceolata*, *Arabis bellidifolia*, Halmknoten von *Secale cereale*, *Poa pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, Keimwurzeln von *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum* und *Zea Mais*.

Als allgemeines Ergebniss dieser Versuche stellte sich heraus, dass bei den meisten Objecten ein 5 Minuten langes Schütteln, resp. Stossen in der Horizontallage genügt, um nachträglich am Klinostaten sehr ausgiebige geotropische Krümmungen zu erzielen.

Stengel. — *Capsella bursa pastoris*. Mit den Inflorescenzachsen dieser Pflanze habe ich besonders zahlreiche Versuche ausgeführt, die in den meisten Fällen sehr bestimmte Resultate lieferten. Gewöhnlich war nach 5 Minuten langem Schütteln auf dem Klinostaten schon nach einer halben Stunde die geotropische Nachwirkung deutlich erkennbar; nach einer Stunde war die Krümmung oft schon sehr stark. Zur Erzielung schwächerer geotropischer Krümmungen genügte bereits ein 3 Minuten langes Schütteln (10 Stösse pro Secunde). Im weiteren Verlauf der Krümmung stellten sich nach mehreren Stunden gewöhnlich ausgiebige Circumnutationen ein. Da die normale Präsentationszeit 25 Minuten beträgt, so bedeutet die Präsentationszeit für stossweise Reizung — c. 3 Minuten — eine sehr beträchtliche Abkürzung.

Taraxacum officinale. Zu den Versuchen wurden geköpfte Blüthenschäfte verwendet, nachdem vorher festgestellt war, dass dieselben durch die Decapitation in ihrer Perceptions- und Reactionsfähigkeit nicht beeinträchtigt werden. Decapitirte Schäfte erheben sich in der Sandkammer sogar rascher aus der Horizontallage, als intacte. So waren drei decapitirte Schäfte nach 2 Stunden im Durchschnitt bereits um 25° in grossem Bogen aufwärts gekrümmt,

während drei nicht decapitirte erst knapp unter dem Involucrum den Beginn der Krümmung erkennen liessen.

Die Versuche gelangen in den meisten Fällen. Nach 5 Minuten langem Schütteln (10 Stösse pro Secunde) war am Klinostaten nach einer Stunde meist schon eine deutliche geotropische Krümmung zu beobachten, die sich nach 2 Stunden auf 20—25° steigerte. Zuweilen war eine so ansehnliche Krümmung schon nach 1 Stunde eingetreten. Die Krümmungen bildeten wie in der Sandkammer grosse, flache Bögen. Normale Präsentationszeit 30 Minuten.

Ranunculus acer. Drei Blüthenstiele mit noch geschlossenen Blüthen wurden 5 Minuten lang geschüttelt (15 Stösse pro Secunde). Nach $1\,^1/_2$ Stunden am Klinostaten schöne geotropische Nachwirkung; Krümmungswinkel 25°, 30° und 50°. Normale Präsentationszeit 25 Minuten.

Plantago lanceolata. Zwei Blüthenschäfte wurden 3 Minuten lang geschüttelt (15 Stösse pro Secunde). Nach 1 Stunde war der eine Schaft am Klinostaten ganz schwach, der andere um 15° geotropisch gekrümmt. Normale Präsentationszeit 15 Minuten.

Rumex acetosa. Decapitirte Infloreseenzachsen zeigten nach 8 Minuten langem Schütteln (15 Stösse pro Secunde) am Klinostaten nach einer Stunde deutliche geotropische Krümmungen bis zu 20°. Dieselben verstärkten sich nicht weiter, es stellten sich Circumnutationen ein und nach 6 Stunden waren die Achsen autotropisch mehr minder gerade gestreckt. Normale Präsentationszeit 25 Minuten.

Grasknoten. Gegenüber den vorstehend besprochenen Stengelorganen sind die Halmknoten der Gräser in geotropischer Hinsicht sehr träge Organe. Ihre Präsentationszeit beträgt jedenfalls mehrere Stunden; für *Poa pratensis* bestimmte ich sie zu ungefähr 4 Stunden. Dementsprechend war auch ein längeres Schütteln in der Horizontallage notwendig, um am Klinostaten geotropische Nachwirkungen zu erzielen. Doch genügte in der Regel ein 15 Minuten langes Schütteln (15 Stösse pro Secunde), um dann am Klinostaten nach 24 Stunden ganz deutliche geotropische Krümmungen zu beobachten. Der Krümmungswinkel betrug 3–5°.

Wurzeln sind im allgemeinen weniger geeignete Versuchsobjecte als Stengel. Es treten leicht andersgeartete Krümmungen auf, die das Versuchsergebniss verschleiern; auch scheint zu rasches Schütteln, resp. Stossen einen schädigenden Einfluss auf die geotropische Sensibilität auszuüben. Es wurde daher die Anzahl der

Stösse pro Secunde verringert (4—10), auch die Stosshöhe wurde auf Bruchtheile eines Millimeters herabgesetzt. Vielleicht war auch die ungünstige Jahreszeit (Anfang October), in der die Stossversuche mit Keimwurzeln ausgeführt wurden, Ursache, dass eine Anzahl von Objecten kein bestimmtes Ergebniss lieferte. Immerhin war die Zahl der gelungenen Einzelversuche gross genug, um mit Bestimmtheit sagen zu können, dass auch bei Wurzeln die Präsentationszeit durch Schütteln während der Induction sehr stark verkürzt wird.

Vicia faba. Die Keimwurzeln dieser Pflanzen waren das günstigste Versuchsobject. Nachstehend einige Beispiele in tabellarischer Form:

No.	Expositionsdauer	Zahl der Stösse pro Sec.	Krümmungswinkel nach 6 Stunden	Krümmungswinkel nach 24 Stunden
1.	5′	8	35°	—
2.	5′	4	0°	34°
3.	5′	4	0°	30°
4.	5′	10	15°	—
5.	7′	10	20°	60°
6.	5′	10	33°	—
7.	5′	10	15°	—

Die normale Präsentationszeit beträgt nach Czapek[1]) 50 Minuten.

Pisum sativum. Vier Keimlinge wurden 5 Minuten lang geschüttelt; 10 Stösse pro Sec. Am Klinostaten betrugen nach 5 Stunden die geotropischen Krümmungswinkel der Wurzeln: 0°, 12°, 20°, 25°. Normale Präsentationszeit nach Czapek 20 Minuten.

Phaseolus multiflorus. Die Keimwurzeln dieser Pflanze sind ziemlich empfindlich. Die besten Resultate erhielt ich, wenn die Keimlänge nicht direct aus den feuchten Sägespähnen oder dem Sande auf den Schüttelapparat gelangten, sondern vorerst mit nach abwärts gekehrter Wurzelspitze 24 Stunden lang in dampfgesättigter Luft gezogen wurden. Auch darf nicht zu rasch und heftig geschüttelt werden. Nachstehend ein Beispiel:

	Expositionsdauer	Zahl der Stösse pro Sec.	Krümmungswinkel nach 4 Stunden	Krümmungswinkel nach 24 Stunden
No. 1	5′	5	35°	70°
No. 2	5′	5	25°	34°

1) Fr. Czapek, Weitere Beiträge etc., l. c., p. 184.

Häufig war die geotropische Krümmung nach 24stündiger Rotation am Klinostaten bereits in die Baranetzky'sche Gegenkrümmung übergegangen.

Zea Mais. Zu den Versuchen eignen sich am besten junge Keimlinge mit ca. $1^1/_2$ cm langen Hauptwurzeln. Beispiele: Ein Keimling wurde 5 Minuten lang geschüttelt; 10 Stösse pro Sec. Beginn der geotropischen Krümmung am Klinostaten nach 3 Stunden. Nach 5 Stunden betrug der Krümmungswinkel 40°, nach 8 Stunden 45°, nach 24 Stunden 50°. Zwei Keimlinge wurden 5 Minuten geschüttelt; 10 Stösse pro Sec. Krümmungswinkel am Klinostaten nach 6 Stunden 16° und 20°. — Auch beim Mais geht die geotropische Krümmung nach länger andauernder Rotation am Klinostaten häufig in die Gegenkrümmung über. — Die normale Präsentationszeit beträgt nach Czapek 20 Minuten.

Nach den vorstehend mitgetheilten Versuchsresultaten treten mit Ausnahme der Grasknoten bei allen untersuchten Stengeln und Wurzeln schon nach 5 Minuten langem Stossen in der Horizontallage nachträglich am Klinostaten sehr kräftige geotropische Krümmungen auf. Die Präsentationszeit für stossweise Reizung ist natürlich noch kürzer als 5 Minuten; sie beträgt für die Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* ca. 3 Minuten (10 Stösse pro Sec.). Die normale Präsentationszeit (25 Minuten) ist daher ca. 8 mal so gross als die Präsentationszeit bei stossweiser Reizung. Auch bei den anderen Objecten ist die erstere jedenfalls ein Multiplum der letzteren.

Das Stossen während der Exposition des geotropischen Objectes wirkt also wie eine Zunahme der Kraftgrösse bei der Reizung. So wie sich diese grössere Reizintensität durch Abkürzung der Präsentationszeit äussert, so muss sie auch dadurch zum Ausdruck kommen, dass geotropische orthotrope Organe in der Horizontallage sich rascher krümmen, wenn sie während der Induction gestossen werden, als wenn sie ruhig bleiben.

Zu diesen Versuchen wurde theils der oben beschriebene Schüttelapparat benützt, wobei die Stosszahl auf 50—120 pro Minute herabgesetzt wurde, theils kam eine einfache Vorrichtung zur Verwendung, bei welcher die sanften Stösse durch das Pendel eines kräftigen Uhrwerkes erzeugt wurden. Das Pendel stiess nämlich bei seinem seitlichen Ausschlag an einen aus Draht angefertigten ∼-förmigen Doppelhebel an, der mit seinen beiden Enden in

kleinen Korkwürfeln steckte. Der Drehpunkt des Hebels war in der Mitte und die Lastvertheilung eine solche, dass wenn durch das Anstossen des Pendels an den abwärts gekehrten Arm der aufwärts gekehrte in die Höhe schnellte, er dann sofort wieder etwas herabsank. Ueber dem stossenden Hebelarm war das mit dem Schnittende in einem wassergefüllten Glasröhrchen fixirte Versuchsobject in horizontaler Lage so befestigt, dass der Korkwürfel dem aus der Glasröhre hervorragenden unteren Theil des Objectes, der sich an der Krümmung nicht mehr betheiligte, von unten her einen ganz leichten Stoss versetzte. Die Anzahl der Stösse betrug bei diesen „Pendelversuchen" 40 in der Minute. — Neben den gestossenen Stengeln befanden sich unter den gleichen äusseren Umständen (gleiche Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Verdunkelung) die Controlobjecte in möglichst ruhiger Aufstellung.

Die Versuche wurden mit decapitirten Blüthenschäften von *Taraxacum officinale*, mit Inflorescenzachsen von *Capsella bursa pastoris* und mit den Blüthenstielen (Blüthen noch im Knospenzustande) von *Ranunculus acer* durchgeführt.

Capsella bursa pastoris. Die zahlreichen Versuche lieferten fast immer dasselbe Ergebniss: Die gestossenen Inflorescenzachsen richteten sich rascher auf, als die ruhigen. Nachstehend zwei Beispiele:

Je zwei Achsen — alle von gleichem Alter — wurden in horizontale Lage ganz sanft gestossen (50 Stösse pro Minute) und ruhig aufgestellt. Der Erhebungswinkel betrug nach

		1/2 Stunde	1 Std.	1 1/2 Std.	2 Std.
A. gestossen	1. schwache Krümmung	35°	50°	80°	
	2. schwache Krümmung	35°	50°	85°	
A. ruhig . .	1. keine Krümmung .	10°	30°	40°	
	2. keine Krümmung .	12°	35°	55°	

Je zwei Achsen — alle gleichaltrig — wurden in horizontaler Lage sanft gestossen (100 Stösse in der Minute) und ruhig aufgestellt. Der Erhebungswinkel betrug nach

		1/2 Stunde	1 Std.	2 Std.	3 Std.
A. gestossen	1. schwache Krümmung	30°	55°	90°	
	2. schwache Krümmung	35°	70°	90°	
A. ruhig . .	1. keine Krümmung .	15°	25°	50°	
	2. keine Krümmung .	schwache Kr.	10°	40°	

Taraxacum officinale. Je 3 decapitirte Blüthenschäfte gleichen Alters wurden in horizontaler Lage geschüttelt (120 Stösse in der

Minute) und ruhig aufgestellt. Die Erhebungswinkel der gestossenen Schäfte betrugen nach 2 Stunden 24°, 32°, 33°, im Durchschnitt 30°; die Erhebungswinkel der ruhigen 20°, 23°, 29°, im Durchschnitt 24°. Der Unterschied war also bei diesem Versuche nicht sehr gross. Aehnliches zeigte sich bei einigen anderen Versuchen mit obiger Stosszahl; nicht selten machte sich in der Schnelligkeit der Aufrichtung überhaupt kein Unterschied geltend. Es scheint bei diesen Versuchen die Anzahl der Stösse eine zu grosse gewesen zu sein. Pendelversuche (40 Stösse pro Minute) lieferten ein günstigeres Ergebniss. So betrug z. B. der Erhebungswinkel zweier decapitirter Schäfte nach

	1 Stunde	1½ Std.
Schaft gestossen . . .	19°	45°
Schaft ruhig	8°	28°

Ranunculus acer. An den Blüthenstielen dieser Pflanze zeigte sich am deutlichsten der Unterschied im Verhalten der geschüttelten und der ruhigen Versuchsobjecte. Es war sehr auffallend, wie sehr die geschüttelten, resp. gestossenen Stengel in der geotropischen Aufrichtung den ruhigen vorauseilten. Dies zeigte sich sowohl am Schüttelapparat, wie bei den Pendelversuchen.

Je drei gleichaltrige Blüthenstiele wurden in Horizontallage geschüttelt (120 Stösse pro Minute) und ruhig aufgestellt. Die Erhebungswinkel betrugen

		nach 1 Stunde	nach 2 Stunden
Schaft gestossen	1.	50°	90°
	2.	30°	90°
	3.	55°	90°
Schaft ruhig . .	1.	15°	45°
	2.	30°	50°
	3.	10°	30°

Nach 2 Stunden waren also die gestossenen Blüthenstiele geotropisch vollkommen aufgerichtet (Erhebungswinkel 90°), während bei den ruhigen der Erhebungswinkel im Durchschnitt bloss 42° betrug.

Aus all diesen Versuchen geht also hervor, dass sich geschüttelte, resp. gestossene Stengel aus der Horizontallage rascher aufrichten, als ruhige. Es entspricht dies der schon früher festgestellten Abkürzung der Präsentationszeit.

Die Erklärung für die Wirkung des Stossens während der Exposition liegt nach der Statolithentheorie sehr nahe. Da nicht anzunehmen ist, dass durch das Schütteln und Stossen die

geotropische Sensibilität der Plasmahäute erhöht wird, nachdem ich ferner gefunden, dass die Wanderzeit der Stärkekörner durch das Schütteln keine nennenswerthe Abkürzung erfährt, trägt nachfolgende Erklärung den gegebenen Thatsachen am besten Rechnung:

Beim Schütteln resp. Stossen werden die in der Horizontallage des Organs sehr bald auf die physikalisch unteren Längswände rückenden Stärkekörner gewaltsam in die sensiblen Plasmahäute hineingetrieben. So werden weit rascher als bei ruhigem Hineinsinken jene Deformationen bewirkt, die zur Auslösung der Krümmung führen. Der auslösende Reiz ist bei den Stossversuchen in erster Linie nicht die Schwerkraft, sondern die lebendige Kraft der Stösse. Die Schwerkraft ist an dem ganzen Auslösungsvorgang im wesentlichen nur insoferne betheiligt, als sie die Stärkekörner in eine solche Lage bringt, dass durch die Stossreize eine geotropische Reaction erzielt wird.

Der experimentelle Beweis für die Richtigkeit dieser Erklärung wurde auf folgende Weise erbracht:

Infloreseenzachsen von *Capsella bursa pastoris* und Blüthenstiele von *Ranunculus acer* wurden in horizontaler Ruhelage 10 Minuten lang exponirt. Innerhalb dieses Zeitraums sanken die Stärkekörner in ihrer Gesammtheit oder doch zum grössten Theile von den Querwänden auf die physikalisch unteren Längswände der Stärkescheide herab. Da die Präsentationszeit für die genannten Pflanzentheile bei ruhiger Aufstellung 25 Minuten beträgt, so war nach Ablauf jener 10 Minuten die Reizschwelle für eine erfolgreiche Perception des Schwerkraftreizes noch lange nicht erreicht. Nun wurden die Versuchsobjecte um ihre horizontale Längsachse um 180° gedreht, so dass die von den Stärkekörnern bedeckten Längswände nach oben gekehrt waren. In dieser inversen Horizontalstellung wurden die Versuchsobjecte am eben beschriebenen Schüttelapparate 2 Minuten lang rasch gestossen (15 Verticalstösse pro Secunde). Bei jedem Stoss wurden die Stärkekörner in die sensiblen Plasmahäute gewaltsam hineingepresst. Da das Schütteln bloss 2 Minuten lang dauerte, so war ein Herabsinken der Stärkekörner auf die nunmehr unteren Längswände nicht zu besorgen. Dann kamen die Versuchsobjecte auf den Klinostaten. Schon nach Ablauf von 30—60 Minuten war der Beginn der Krümmungen zu beobachten. Nach einigen Stunden waren stets sehr ausgiebige Krümmungen bis zu 60°—70° eingetreten. Gewöhnlich wendete der Krümmungsbogen seine convexe Seite genau den von den Stärkekörnern bedeckten Längs-

wänden zu, wie bei gewöhnlicher Horizontallage negativ geotropischer Stengel. Nachdem einmal durch die Schwerkraft eine bestimmte Lagerung der Stärkekörner gegeben war, erfolgte die Reizkrümmung im Sinne dieser Lagerung wie sonst bei negativ geotropischen Stengeln, obgleich während der Dauer der Reizung durch Stösse das Organ sich in inverser Lage befand. — Nicht selten traten auch mehr minder seitliche Krümmungen auf, die wohl auf einseitigen Verschiebungen der sinkenden Stärkekörner beruhten, wie solche bei nicht ganz genau verticalen Stössen leicht eintreten konnten.

Ein rascheres Eindringen der Stärkekörner in die sensiblen Plasmahäute und mithin eine ausgiebigere Reizung kann natürlich auch durch Anwendung entsprechend grosser Centrifugalkräfte bewirkt werden. Bei einem Versuch mit den Keimwurzeln von *Zea Mais*, wobei die Fliehkraft = 14 g war, traten schon nach 3 Minuten langer Rotation nachträglich am Klinostaten sehr schöne Krümmungen auf. Centrifugalkräfte und Stosskräfte sind also insoferne von analoger Bedeutung, als sie beide eine intensivere Reizung der für Druck empfindlichen Plasmahäute ermöglichen.

Die stossweise Reizung, wie sie in den obigen Versuchen zur Anwendung kam, kann auch als intermittirende Reizung aufgefasst werden[1]). Denn es lässt sich mit Bestimmtheit annehmen, dass bei der Auf- und Abbewegung, die jedem Einzelstosse folgt, ein ganz kurzer Moment eintritt, in welchem der Druck der Stärkekörner auf die Plasmahäute gleich Null ist. Zum mindesten treten rhythmische Druckschwankungen auf. Zur Erklärung des Erfolges dieser Art von intermittirender Reizung braucht aber keinerlei unbekannte Eigenthümlichkeit der Sensibilität der Plasmahäute angenommen zu werden. Wir haben ja gesehen, dass sich dieser Erfolg aus der grösseren Reizintensität erklärt, die zur rascheren Deformirung des sensiblen Plasmas führt. Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass in allen Fällen, wo beim Geotropismus durch intermittirende Reizung eine Abkürzung der normalen Präsentationszeit erreicht wird, die bei der Art der Versuchsanstellung unvermeidlichen Stosswirkungen als Reizursachen mit in Betracht kommen. Wenn es möglich wäre, den Druck der auf den sensiblen Plasmahäuten lastenden Stärkekörner rhythmisch zu unterbrechen, ohne das ganze Object in Bewegung zu setzen, so würde die intermittirende Reizung vielleicht von anderen Resultaten begleitet sein.

1) Vergl. Němec, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, p. 177, 178.

Der Erfolg stossweiser Reizung liess sich nach der Statolithentheorie des Geotropismus voraus sagen. Der positive Ausfall der Schüttelversuche ist daher gleichfalls ein wenn auch nur indirecter Beweis für die Richtigkeit unserer Theorie.

Ob die Fähigkeit der Stengel und Wurzeln, sich bei stossweiser Reizung rascher geotropisch zu krümmen, für die Pflanzen einen biologischen Vortheil bedeutet, soll hier nicht weiter erörtert werden. Die Beantwortung dieser Frage hängt davon ab, ob die in der freien Natur sich einstellenden Stosswirkungen, die durch Luftströmungen, durch Bodenerschütterung, durch Reibung der wachsenden Wurzeln an den Bodentheilchen etc. hervorgerufen werden, intensiv genug sind, um eine nennenswerthe Beschleunigung der geotropischen Krümmungen zu erzielen. Ich halte dies nicht für ausgeschlossen, wenn auch nicht gerade für wahrscheinlich.

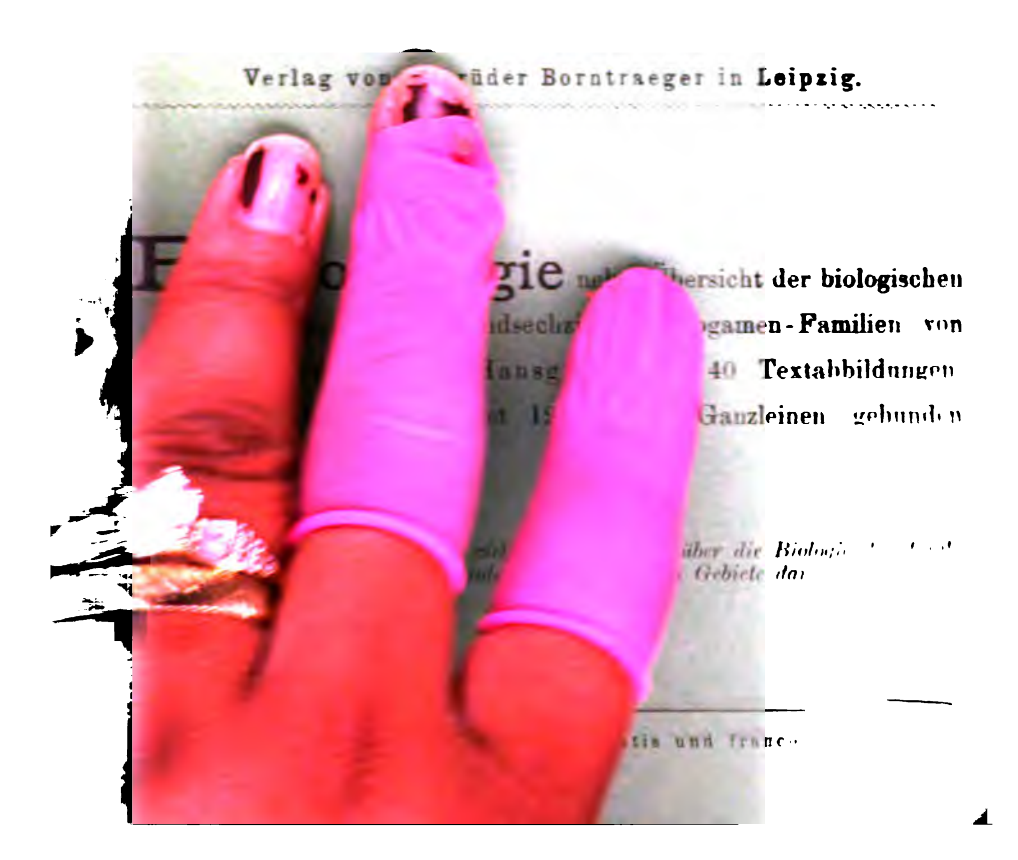
Botanisches Institut der Universität Graz,
24. October 1902.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XXXVIII.

Seite







JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Achtunddreissigster Band. Viertes Heft

Mit 1 Tafel und 12 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1903

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11, Dessauerstrasse 29**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Inhalt der vorhergehenden Hefte 1, 2 u. 3, Band XXXVIII.

Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. II.

Von

Hans Winkler.

Mit Tafel VIII.

Im ersten Theile dieser Untersuchungen waren wir zu dem Resultate gekommen, dass keine der bestehenden Blattstellungs-Theorien eine einwandfreie Lösung des Problems, welche Ursachen den Ort einer Neubildung am pflanzlichen Vegetationspunkt bestimmen, zu geben vermöge. Dieses Ergebniss ist nun aber seitens der Vertreter der mechanischen Blattstellungs-Theorie lebhaft bestritten worden. Zunächst erklärte ihr Begründer, Schwendener (901), in einer kurzen Abhandlung, dass seine Theorie trotz unserer Kritik nach wie vor unerschüttert dastehe. Auf das Sachliche, das in Schwendener's Entgegnung enthalten ist, bin ich schon in einer kurzen Erwiderung (Winkler 901 II) eingegangen, und ich würde daher jetzt nicht schon wieder zu der Streitfrage das Wort ergriffen haben, wenn nicht inzwischen eine ausführliche Arbeit von Leisering (902) erschienen wäre, deren Resultat vom Verfasser selbst am Schlusse (p. 472) dahin zusammengefasst wird, dass in ihr „Winkler's Einwände in allen wesentlichen Punkten eine Widerlegung erfahren haben“.

Da ich nun über das Ergebniss der Leisering'schen Untersuchungen durchaus anderer Ansicht bin, so sehe ich mich gezwungen, meine Beurtheilung der Schwendener'schen Theorie nochmals ausführlich zu vertheidigen und diese Kritik von Leisering's Argumentationen schon jetzt zu veröffentlichen, obwohl ich noch nicht im Stande bin, den versprochenen II. experimentellen Theil unmittelbar daran anzuschliessen. Doch hoffe ich, einen Theil dieser Untersuchungen wenigstens in Kürze als III. Theil nachfolgen lassen zu können. — Indessen sind auch die folgenden Untersuchungen nicht lediglich polemischer Natur. Sie bringen

neue Beweise für den Contactmangel und enthalten manchen neuen Einwand gegen die Voraussetzungen und Schlussfolgerungen der mechanischen Theorie. Es ist ja der Vorzug der Polemik, dass sie oft zu schärferer Begriffsfassung und zum Heranziehen neuer Gesichtspunkte führt.

In erster Linie aber war es natürlich nöthig, die Leiseringschen Einwände gegen meine Beweisführung auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen. Den Umstand, dass er zu so ganz anderen Ergebnissen gekommen ist wie ich, erklärt Leisering damit, dass ich erstens eine fehlerhafte oder doch wenigstens unzulängliche Untersuchungsmethode angewendet hätte, und dass ich zweitens über verschiedene Punkte falsche Auffassungen geäussert und verschiedenen Thatsachen eine falsche Deutung gegeben hätte. Ehe wir also auf die eigentliche Erörterung der Thatsachen und der daraus von mir abgeleiteten Schlussfolgerungen, deren Richtigkeit Leisering bestreitet, eingehen können, müssen wir einige Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden vorausschicken.

I. Zur Methode.

Wie Leisering habe auch ich die Quer- und Längsschnitte zwischen Hollundermark ausgeführt, soweit sie nicht ohne das herzustellen waren. Die Schnitte kamen in Wasser. Das von Leisering (p. 429) angewandte „Betropfen mit absolutem Alkohol zur Verdrängung der bei der Beobachtung störenden Luft“ habe ich unterlassen, um jede Schrumpfung der empfindlichen Präparate zu vermeiden, durch die eine Beeinträchtigung der normalen Contactverhältnisse herbeigeführt werden könnte. Wenn zu viel Luft in den Schnitten darin war, so brachte ich die Objectträger vor dem Auflegen des Deckglases in den Recipienten der Luftpumpe und pumpte dann langsam und vorsichtig die Luft aus. Dann erst wurde das Deckgläschen aufgelegt. Leisering's Bemerkung (p. 431), der Druck des Deckgläschens sei im Stande, die Contactverhältnisse nicht unbeträchtlich zu verändern, und er vermöge nicht zu entscheiden, ob diese Fehlerquelle von mir berücksichtigt worden sei, ist mir nicht recht verständlich. Wenn ich in meiner [illegible]eit nicht besonders anführte, dass ich natürlich stets das Deck[illegible] auf Wachsfüsschen ruhen liess, die hoch genug waren, um die [illegible]arate vor der Berührung mit dem Deckgläschen zu schützen,

so geschah das, weil man derartig elementare Dinge doch wohl als selbstverständlich sollte voraussetzen dürfen.

Was nun die zeichnerische Darstellung der Präparate anbelangt, so habe ich durchweg auf die Methode der körperlichen Zeichnung verzichtet, obwohl es mir nicht unbekannt ist, dass man mit ihrer Hilfe plastischer wirkende Bilder erhält als durch einfache Darstellung der entscheidenden Umrisslinien. Ich hatte meine Gründe dazu, und wenn sich Leisering bei Schwendener erkundigt hätte, warum auch er bei seinen zahlreichen Scheitelbildern ausnahmslos die Methode der einfachen Wiedergabe der entscheidenden Linien für genügend gehalten hat, so hätte er mir die folgenden Auseinandersetzungen ersparen können.

Was man bei dem Zeichnen mit dem Zeichenapparat exact, d. h. mit grösstmöglichem Ausschluss aller subjectiven Fehlerquellen zeichnen kann, ist immer nur einzig und allein diejenige Durchschnittsebene des Objectes, die der Apparat bei der gegebenen Einstellung auf die Zeichenebene projicirt. Der Zeichner stellt so für sein Auge ein, dass er den zu zeichnenden Contour und gleichzeitig die Bleistiftspitze auf der Ebene des Zeichentisches scharf sieht und fährt dann die scharf und deutlich sichtbaren Linien so genau wie möglich mit der Bleistiftspitze nach. Man kann dann, wenn es nöthig ist, durch Veränderung der Einstellung auf dieselbe Weise noch andere Umrisse des Objectes aufnehmen und diese, durch verschiedene Stärke des Striches oder Strichelung kenntlich gemacht, in dieselbe Zeichnung aufnehmen. So wird Schwendener verfahren sein, so bin ich auch verfahren. Alles, was nach dieser Operation zu der Zeichnung hinzukommt, insbesondere die Schattirung, unterliegt subjectiven Fehlerquellen. Man lasse ein und dasselbe Präparat mittelst desselben Apparates von zwei Beobachtern zeichnen. Das eine Mal als Umrissbild: beide Zeichnungen werden nahezu identisch sein. Das andere Mal als körperliches Bild: beide Zeichnungen werden Differenzen aufweisen, die vielleicht sehr gering, wahrscheinlich aber ziemlich erheblich, unter Umständen sogar wesentlich sein können. Das beruht eben darauf, dass die Schattirung nur ein Mittel für den Zeichner ist, seine Auffassung von der körperlichen Gestaltung seines Objectes in die Zeichnung hineinzulegen. Und es ist an und für sich schon schwer, die Schatten so zu vertheilen, dass das Bild dieser subjectiven Auffassung des Zeichners vollkommen entspricht, wie ja sogar Leisering zugiebt (p. 435), dass ihm das „trotz vielem Bemühen nur un-

vollkommen gelungen“ sei. Wenn es sich aber vollends um so schwierige Fragen handelt, wie im vorliegenden Fall, und um Objecte, über deren körperliche Auffassung die Ansichten sehr weit auseinander gehen können, wie das der ganze Contactstreit ja beweist, da wird diese Methode direct unbrauchbar[1]). In Folge dessen geben auch Leisering's Figuren die Verhältnisse nicht so wieder, wie sie sind, sondern so, wie sie Leisering aufgefasst hat und aufgefasst haben will. Ich bin aber der Ansicht, dass die Figuren möglichst objectiv sein sollten, und dass der Text dazu da ist, dem Leser die Auffassung des Autors über die Deutung der in den Figuren dargestellten Verhältnisse klarzumachen. Deshalb habe ich wie Schwendener in meinen Zeichnungen nur das gegeben, was man direct mit dem Apparat wiedergeben kann, nämlich den Contour, den ich in dem Präparate für den entscheidenden hielt. Ich war in einer Kritik der Schwendener'schen Theorie zur Anwendung dieser Methode um so eher berechtigt, als Schwendener selbst sie, wie erwähnt, zur Aufstellung seiner Theorie für genügend hielt, und als in der That jeder, der einmal ein Scheitelpräparat genau studirt hat, sich ohne Schwierigkeit das körperliche Bild nach den Umrisslinien reconstruiren kann. Wer z. B. aus den Vöchting'schen Scheitelbildern von *Linaria spuria* (Vöchting 902) nicht mindestens ein ebenso plastisches Bild abstrahiren kann als aus den Leisering'schen Figuren, dem ist eben nicht zu helfen. Es kann aber nicht verlangt werden, dass man deshalb die objectivere Methode der Umrisszeichnung zu Gunsten der subjectiveren Methode der Schattirung aufgiebt. —

Nun wäre, was die Methode anbelangt, noch ein Punkt zu besprechen, nämlich die Frage, ob Querschnitte oder Längsschnitte zum Studium der Contactbeziehungen und zu deren zeichnerischer Darstellung vorzuziehen seien. Ich habe mich im wesentlichen auf die Wiedergabe von Querschnitten beschränkt; Leisering hält Längsschnitte für geeigneter dazu. — Es bedarf ja wohl kaum der Erwähnung, dass man selbstverständlich in allen Fällen Quer- und Längsschnitte in möglichst grosser Anzahl zu untersuchen hat.

1) Natürlich beruht es auf Selbsttäuschung, wenn Leisering (p. 430, Anm. 1) meint, die subjectiven Fehlerquellen der Methode durch das folgende Verfahren beseitigt zu haben: „Es wurde dabei durch möglichst genaue Abschätzung der Höhendifferenzen im mikroskopischen Präparat vermittelst der Mikrometerschraube beständig ein Vergleich mit dem Hervortreten der Höhendifferenzen in der Abbildung ausgeführt, und darnach die Stärke der aufgetragenen Schatten abgemessen.“

Ob auf ersteren oder auf letzteren die Contactverhältnisse deutlicher hervortreten, das ist von Fall zu Fall verschieden. Längsschnitte sind in recht vielen Fällen weniger gut zu gebrauchen als Querschnitte. Mediane Längsschnitte geben das Orthostichenprofil des Scheitels[1]), und da die mechanische Theorie selbst zugiebt, dass auf der Orthostiche meistens kein Contact besteht, so fallen mediane Längsschnitte für unsere Streitfrage weg. Und was tangentiale Längsschnitte anbelangt, so kann ich dem uneingeschränkten Lob, das ihnen Leisering zollt, nicht ohne Vorbehalt beistimmen. Die Achsen der Linarien sind in der Region, auf die allein es uns ankommt, in der Scheitelregion nicht cylindrisch, wie Leisering (p. 434) annimmt, sondern kegelförmig oder paraboloidisch. Auf dünnen tangentialen Schnitten erhält man daher in Folge der Krümmung des Scheitels nur einen Theil der mit den Blattbasen besetzten Oberfläche. Insbesondere in der Region der Neuanlagen, auf die es in erster Hinsicht ankommt, ist das der Fall, da hier im allgemeinen auch die Krümmung des Scheitels am stärksten ist. Will man daher auf Längsschnitten eine „Uebersicht über die Basen der Blätter, über die Art, wie sich diese auf jene herauflegen" (Leisering p. 434), haben, so muss man etwa den Scheitel halbiren und die Aufsicht auf die unverletzte Hälfte untersuchen. Aber da kommt ein anderer Uebelstand hinzu, der nämlich, dass die Blätter sich gegenseitig überdecken, sodass man gerade das Wesentliche, die Ansatzstellen, bei der Undurchsichtigkeit nicht aufgehellter Schnitte nur höchst undeutlich sehen kann. Nun lassen sich zwar die Blätter wegbrechen, abschneiden oder sonst auf irgend eine Weise abpräpariren, aber es ist ungeheuer schwer, auch die unteren Theile der Blätter, die gerade das Störende sind, so mit hinwegzubringen, dass nur die Blattbasis selbst übrig ist (wie das Leisering z. B. in Fig. 11, Taf. VII geglückt ist), und ohne dass dabei das zarte Gewebe des Scheitels und der jüngsten Blätter gequetscht und verletzt wird.

Bieten so die tangentialen Längsschnitte schon für die Untersuchung durchaus nicht gerade die vortheilhaftesten Bedingungen dar, so sind sie vollends ungeeignet für die zeichnerische Wiedergabe. Die in dem Präparate durch die älteren Blätter verdeckten Basen der jüngeren Organe, die man bei der Untersuchung sich

1) Zunächst sind hier nur Scheitel mit Quirlstellung gemeint, da bei diesen die strittigen Verhältnisse in mehrfacher Hinsicht am einfachsten liegen.

durch Drehen und Wenden des Objectes meistens doch noch wenigstens theilweise sichtbar machen kann, lassen sich in der Zeichnung schlechterdings nicht darstellen, man müsste denn die älteren Blätter gar nicht mitzeichnen. Das wäre aber natürlich ein unzulässiges Zurechtstutzen des Abbildes, und auch Leisering hat es daher nicht angewandt. Die Folge davon ist, dass auf mehreren seiner Tangentialschnitt-Bilder (z. B. Fig. 10, Taf. VII) gerade der kritische Punkt, die angeblichen Contactstellen, gar nicht sichtbar ist. Wozu dann die Zeichnung? — Und wenn es gelungen ist, ein Präparat herzustellen, an dem die jüngsten Anlagen völlig unverletzt und unverlagert freigelegt sind (wie in Leisering's Fig. 11, Taf. VII), so ist für die zeichnerische Darstellung zu bedenken, dass man einen sehr dicken Schnitt darzustellen hat, ein Object, dessen einzelne Organe in sehr verschiedenen Einstellebenen liegen, dessen genaue, exacte Aufnahme mittelst des Zeichenapparates also nur sehr schwer durchführbar ist. Nimmt man dann gar wieder die Methode der Schattirung zu Hilfe, so ist dem Hineinkommen subjectiver Fehlerquellen in die Zeichnung Thür und Thor weit geöffnet. Eine genauere Analyse von Leisering's Fig. 11, Taf. VII möge das verdeutlichen; sie ist auf unserer Taf. VIII in Fig. 1 reproducirt.

Die Figur stellt einen Scheitel von *Linaria purpurea* mit viergliedrigen Quirlen in Längsansicht dar (daneben, in Fig. 17 [= unserer Fig. 2, Taf. VIII], ist ein ebensolcher Scheitel derselben Pflanze in Aufsicht dargestellt). Sie soll beweisen, dass die Anlage *a* des jüngsten Quirles mit den Anlagen 1 und 2 des zweitjüngsten in unmittelbarem Contact steht. Es „legt sich die Anlage *a* links mit der Basis direct an die Axillarknospe von Organ 2 an, rechts tritt sie sowohl mit der Basis des Blattes 1 wie mit dessen Axillarknospe in Berührung, mit der letzteren in einem Punkte, der durch das Organ *a* selbst in der Zeichnung verdeckt ist“ (Leisering p. 444). Nun ist aber zunächst einmal in der Figur zwischen der Anlage *a* und der Achselknospe des Blattes 2 ein zwar schmaler, aber doch deutlicher Streifen abgebildet, der weder zu *a* noch zur Achselknospe von 2 gehören kann. Unter „directem Sichanlegen“ des einen Organes an das andere würde ich aber gerade das Fehlen eines solchen Streifens von neutralem Gewebe verstehen. Aber ganz abgesehen davon erweckt die Figur schwere Bedenken. Das Organ *a* steht nach Leisering's eigener Erklärung mit dem Blatt 2 nicht direct, sondern nur durch Ver-

mittelung der Achselknospe von 2 in Contact, dagegen steht es in directem Contact mit Organ 1 und mit dessen Axillarknospe. Darin aber hat sich Leisering sicher getäuscht. Die Glieder alternirender Wirtel stehen bei *Linaria purpurea* stets ganz genau in der Mitte über der Lücke, die zwischen zwei benachbarten Organen des nächstunteren Quirles sich aufthut (höchstens bei beginnenden Stellungsänderungen treten hierin Unregelmässigkeiten auf; um diesen Fall handelt es sich aber bei dem abgebildeten Scheitel nicht). Wenn also Organ 1 direct von *a* berührt wurde, so muss unbedingt auch Organ 2 direct berührt worden sein. Der Irrthum Leisering's rührt offenbar daher, dass die Anlage *a* seitlich etwas nach rechts herübergedrückt wurde (bei der Präparation oder durch den Druck des Deckglases, vor dem er seine Objecte ja nicht zu schützen wusste) und dadurch in directen Contact mit 1 kam. In normaler Lagerung hat es 1 ebensowenig direct berührt wie 2. Freilich kommen hier die Achselknospen dem gefährdeten Anschluss zu Hilfe, sie fungiren als „Contactkörper“.

Aber auch da lassen sich schwere Bedenken nicht unterdrücken. Man vergleiche Leisering's Figuren 11 und 17. Beide stellen Scheitel mit viergliedrigen Wirteln von *Linaria purpurea* dar. Beide sind etwa gleich alt, eher ist der in Fig. 17 dargestellte noch etwas älter, da bei ihm die Spitzen der Blätter des zweitjüngsten Quirles schon zum Theil weggeschnitten sind, der Scheitel selbst aber unverletzt ist. Bei einem Querschnitt durch den Scheitel Fig. 11 hätten aber offenbar die Blattspitzen der Organe 1, 2 etc. bei unverletzter Scheitelkuppe nicht weggeschnitten werden können, da sie kaum erst bis zur Höhe des Scheitels herangewachsen sind. Der zweitjüngste Quirl ist also in Fig. 17 eher etwas älter als in Fig. 11, denn seine Blätter sind länger. Nun vergleiche man die Achselknospen! In Fig. 11 sind sie schon so gross, dass sie den relativ weiten Raum zwischen *a* und 2 fast völlig ausfüllen, in Fig. 17 haben dagegen die Blätter desselben zweitjüngsten Quirles, obwohl sie älter sind, überhaupt noch keine Achselknospen. Ich füge hinzu, dass der Fall Fig. 17 durchaus der normale ist, Blätter von dieser Länge zeigen (bei *Linaria purpurea*) kaum die ersten Andeutungen von Achselknospen, wie auch z. B. Leisering's Fig. 10 und 26 zeigen. Fig. 11 stellt also einen abnormen und daher zur Darlegung der normalen Contactverhältnisse durchaus ungeeigneten Fall dar. Denkt man sich in ihr die Achselknospen der Blätter 1 und 2 hinweg und Organ *a* in seine richtige Lage

genau in die Mitte zwischen 1 und 2 versetzt, so würde man ein richtiges Bild des normalen Scheitels erhalten. Dann beweist es freilich gerade das Gegentheil von dem, was es beweisen soll, nämlich nicht das Vorhandensein, sondern den Mangel an Contact.

Aus alledem geht wohl zur Genüge hervor, dass Leisering's Empfehlung der Tangentialschnitte und deren Darstellung durch die Schattirungsmethode auf ungenügender Einsicht in die Fehlerquellen beruht[1]), und dass es nicht ganz unberechtigt ist, wenn wir bei der alten Schwendener'schen Methode solange bleiben, als uns nicht in überzeugender Weise die Hinfälligkeit unserer Bedenken gegen die Leisering'sche Methode nachgewiesen wird. Einige weitere Bemerkungen über die Methode werden noch in dem Abschnitte über den Contact folgen. —

Ehe wir indessen zu diesem selbst übergehen können, ist noch ein Vorwurf zu erwähnen, den Schwendener (901, p. 6, 13 und a. a. O.) den Gegnern seiner Theorie hinsichtlich der Wahl der Untersuchungsobjecte macht. Schwendener hält es nicht für richtig, wenn jemand zu Blattstellungsuntersuchungen andere Objecte benutzt als die von ihm untersuchten Sonnenrosen, Coniferen und ähnliche Pflanzen. Da er denselben Vorwurf schon früher

1) Leisering scheint sich überhaupt nicht mit der nöthigen Deutlichkeit klar gemacht zu haben, mit welch peinlicher Kritik man bei der Herstellung wissenschaftlicher Figuren zu verfahren hat, und dass man bei solchen, insbesondere wenn es so genau auf die exacteste Linienführung ankommt wie bei der Contactfrage, nichts nachträglich hinzufügen darf, weder die Schattirung noch sonst etwas. Er würde sonst kaum die Fig. 29, Taf. III meiner Arbeit reproducirt haben „mit der Aenderung, dass ich (L.) in meiner Fig. 36 den zweitältesten Quirl meinerseits hinzugezeichnet habe, so wie es analog dem in Fig. 35 ungefähr zu vermuthen ist“ (p. 464). Weswegen ich seinerzeit den betr. Wirtel nicht mit dargestellt habe, weiss ich nicht mehr; sei es, dass einige Glieder fehlten, sei es, dass Grund zu der Annahme vorlag, die Lage der betr. Organe sei bei der Präparation verschoben, ein Grund dazu lag jedenfalls vor. Aber zu einer wissenschaftlichen Zeichnung etwas hinzuzufügen, das man nicht durch den Apparat controliren kann, so wie man es ungefähr vermuthet, das halte ich, auch wenn die Vermuthung noch so begründet sein mag, und wenn es sich um ganz nebensächliche Dinge handelt, für ein durchaus unzulässiges Verfahren. — Um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke ich, dass ich mit der Ansicht, die Methode des körperlichen Zeichnens sei in unserem Falle besser nicht anzuwenden, nicht auch die Ansicht vertrete, sie sei für wissenschaftliche Zeichnungen überhaupt unbrauchbar. Selbstverständlich ist sie für sehr viele Fälle nicht nur sehr wohl brauchbar, sondern sogar unentbehrlich. Nur sollte man in einem Falle auf sie verzichten, wo man auch — wie das Beispiel Schwendener's zeigt — mit der Methode der Umrisszeichnung auskommt, der weniger Fehlerquellen anhaften, und wo es in so ausserordentlichem Maasse auf möglichsten Ausschluss subjectiver Fehlerquellen ankommt.

ausgesprochen hatte, habe ich schon im I. Theile dieser Untersuchungen (p. 6) eingehend begründet, warum ich zu anderen Objecten gegriffen habe. „Man sollte denken, dass es nur vortheilhaft für eine Theorie sein kann, wenn auf sie bezügliche Untersuchungen an einer möglichst grossen Anzahl möglichst verschiedenartiger Pflanzen angestellt würden. Ueberdies gehören die von Schwendener empfohlenen Objecte gerade zu denjenigen, bei welchen bekanntermassen mit die complicirtesten und schwierigsten Stellungsverhältnisse verwirklicht sind. Ueber viele Fragen, gerade auch über Grundfragen der Blattstellungen, wird man aber nicht mit Unrecht von der Untersuchung von Pflanzen mit einfacherer, daher leichter übersehbarer Blattstellung mindestens ebenso guten, vielleicht besseren Aufschluss erwarten können, wie vom Studium jener complicirten Objecte." Ich kann nicht finden, dass Schwendener's Vorwürfe an der Richtigkeit dieser Sätze irgend etwas geändert hätten. Und wenn er sich bei Fällen, wo er wirklich den Mangel an Contact zugiebt, mit der Bemerkung tröstet (901, p. 6): „Diese Objecte gebe ich preis. Was verschlägt es, wenn in der Fülle der Gestaltungen bei höheren Pflanzen eine kleine Anzahl nicht in den Rahmen meiner Theorie hineinpasst?", — so wird man ihm auch darin nicht beistimmen können, trotz Leisering's vertheidigender Worte (p. 449/450).

Die mechanische Theorie nimmt zur Erklärung der Blattstellungen nur einfache mechanische Factoren an. Sind die Anlagen selbst einmal gegeben, so erklärt sich deren Anordnung ebenso rein mechanisch wie die entsprechende Anordnung übereinandergeschichteter Pappschachteln oder Kugeln. Nun wurde schon früher bemerkt, dass diese mechanischen Factoren, wenn sie überhaupt bei der Blattstellung wirken könnten, immer und ausnahmslos bei allen Pflanzen ebenso wie bei allen Pappschachteln wirken müssen. Ebensowenig wie man annehmen kann, dass sich Pappschachteln ohne die Mitwirkung der mechanischen Factoren, spontan in der bekannten Weise anordnen können, ebensowenig kann man annehmen, dass die eine Pflanze für ihre Blattstellung der mechanischen Factoren bedarf, die andere nicht. Ist dagegen auch nur für einen einzigen Fall constatirt, dass die Blattstellung ohne die Mitwirkung der mechanischen Factoren zu Stande kommt, so ist damit principiell deren Nichtnöthigsein auch für alle anderen Fälle dargethan. Und deshalb genügt im Grunde ein einziger Befund von mangelndem Contact, um den ganzen Erklärungswerth der mechanischen Theorie illusorisch zu machen.

2. Zur Contactfrage.

Wir wenden uns nun zu dem wichtigsten Punkte, zur Untersuchung der Frage, ob bei den Species, bei denen nach meinen Untersuchungen Contact fehlt, nach Leisering's Nachuntersuchungen aber vorhanden ist, wirklich der Contact zu constatiren ist oder nicht. Ich war zu dem Ergebniss gehommen, „dass es eine ganze Reihe von Gewächsen giebt, bei denen ein unmittelbarer Contact der Neuanlagen mit älteren Organen nicht besteht, daher auch nicht für das Zustandekommen oder die Veränderungen der Blattstellungen verantwortlich gemacht werden kann“ (901 I, p. 14), und glaubte, dieses Ergebniss meiner Untersuchungen durch einige Figuren belegt zu haben. Leisering's Nachuntersuchung führte ihn zu der Erkenntniss, dass meine Figuren zwar richtig seien, dass sie aber „sämmtlich über das Vorhandensein oder das Fehlen von Contact auch nicht das geringste beweisen“ (p. 438) und zwar deshalb, weil ich erstens bei meinen Figuren auf Unterschiede in den Niveaus nicht genügend geachtet habe, weil ich zweitens das Alter der Blätter, bei denen ich den Contact suchte, nicht berücksichtigte, und drittens und vor allem, weil ich über den Begriff des Contactes mich unrichtigen Vorstellungen hingegeben habe (Leisering 902, p. 438).

Der erste dieser drei Punkte, die Darstellung von Niveau-Unterschieden in der Zeichnung, dürfte wohl durch die Erörterungen des vorhergehenden Abschnittes über die Methode im wesentlichen erledigt sein; mit einigen weiteren Bemerkungen werden wir noch gelegentlich der Besprechung des zweiten Punktes auf ihn zu sprechen kommen.

a) Das Alter der Blätter.

Das Alter der Blätter spielt bei den strittigen Pflanzen — wir wollen uns zunächst wieder an *Linaria purpurea* halten — insofern keine wesentliche Rolle, als in der That auf keinem Altersstadium Contact besteht. Wesentlich und entscheidend für die Contactfrage sind aber natürlich nur die allerjüngsten Stadien. „Es kommt also darauf an, junge Organe in ihren Beziehungen zu den älteren Blättern zu untersuchen, und es ist nicht ohne weiteres statthaft, aus einem Fehlen des Contactes zwischen Blättern, die schon so gross sind, dass sie bei der Herstellung des Präparates

abgeschnitten werden, zu schliessen, dass diese Organe auch ohne Contact entstanden seien" (Leisering 902, p. 432). Das ist richtig. Leisering fährt nun aber fort, ich hätte fast durchgehends nur zu alte Organe dargestellt. Er schliesst das daraus, dass beinahe in allen Figuren selbst die jüngsten Blätter mit scharf umschriebenen Kreisen angegeben sind, wobei er annehme, dass diese Kreise die Querschnittflächen der abgeschnittenen Blätter darstellten. Denn wenn sie nur die Umrisse nicht abgeschnittener Blätter angäben, so würde das beweisen, dass meine Figuren in dieser Beziehung unzuverlässig seien, da dann die Ausdehnung der Blätter in zum Theil unrichtiger Weise wiedergegeben wäre.

Die Kreise stellen in der That zum Theil nicht Querschnitte abgeschnittener Blätter, sondern die Umrisslinien unverletzter Organe dar; dass aber deshalb die Figuren unzuverlässig sind, möchte ich energisch bestreiten. Zunächst giebt auch Leisering selbst den äusseren Contour jüngster Anlagen, auf den es in erster Linie ankommt, stets als scharfe Linie (z. B. Fig. 8, 12, 17, 20 und öfters), denn als solche ist er im Präparat sichtbar. Aber auch den inneren Contour kann man mit Hilfe des Zeichenapparates für die Ebene, die der Apparat auf die Zeichenfläche projicirt, genau angeben, und ich halte die Umgrenzung solcher Anlagen durch einen scharfen Umriss, der den optischen Querschnitt des Organes für die eingestellte Ebene angiebt, immer noch für zuverlässiger als ihre Abgrenzung durch Schattirung, wie Leisering sie anwendet (z. B. Fig. 8, 11, 17, 20 u. a.). Und wenn dieser meint, es sei „ganz sicher", dass in meiner Fig. 6 z. B. Blatt 4 „offenbar viel zu klein angegeben" sei (p. 437), wie ein Vergleich dieser Fig. 6 mit seiner Fig. 12 lehre, so ist das recht voreilig. Meine Figur bezieht sich auf *Linaria littoralis*, die Leisering'sche auf *L. purpurea*, und wenn auch beide Scheitel „sehr ähnlich" sind, so kann man doch dem Gegner nicht vorwerfen, er habe bei einer Species etwas falsch dargestellt, was man bei der Untersuchung einer anderen Species anders gefunden hat. Leisering's Vorwurf, ich hätte nur zu alte Organe dargestellt, ist also hinfällig, und eine einsichtige, unvoreingenommene Betrachtung meiner Figuren hätte ihm das wohl von vornherein klar machen können. In Fig. 27—33 z. B. habe ich Scheitel von *Linaria purpurea* dargestellt, die am Scheitel selbst überhaupt noch keine nachweisbare Ausgliederung eines jüngsten Quirles oder eben erst die ersten kaum darstellbaren Andeutungen eines solchen zeigten. Und trotz-

dem steht der Scheitel schon allseitig völlig frei, keins der Blätter des letzten Quirles tritt irgendwo mit dem Scheitel selbst in directe Berührung, kann diesen daher auch bei der Organbildung nicht beeinflussen, mit der er gerade erst beginnt oder noch beginnen wird. Dabei ist immer diejenige Querschnittsebene des Scheitels zur Darstellung gebracht, an der sich bei beginnender Blattausgliederung die ersten Spuren dieses Vorganges nachweisen lassen. Leisering hat selbst einen analogen Fall in seiner Fig. 31, Taf. VIII richtig dargestellt. Auch da steht der Scheitel — es handelt sich auch um *Linaria purpurea*, und zwar um einen Spross mit dreigliedrigen Wirteln — völlig frei, und es wird ausdrücklich im Text (p. 458) erwähnt, dass „die Blätter weder mit ihrer Querschnittsfläche, noch in einer tieferen Ebene den Scheitel berührten". Offenbar ist es aber gerade dieses Stadium, auf das es ankommt. — Doch das führt uns bereits zu dem dritten Punkte, dem Vorwurfe Leisering's, ich hätte mich über den Contactbegriff unrichtigen Vorstellungen hingegeben.

b) Der Contactbegriff.

Leisering füllt mehrere Seiten seiner Arbeit damit an, seine Ansicht zu begründen, wonach es bei der ganzen Contactfrage stets darauf ankomme, ob sich die Basen der Blätter berührten. Er hätte sich diese Auseinandersetzungen sparen können, denn er sucht damit etwas zu beweisen, das für jeden mit dem Contactproblem Vertrauten etwas Selbstverständliches ist. Freilich ist er der Ansicht, dass mir die Erkenntniss dieser selbstverständlichen Thatsache verschlossen geblieben sei; denn aus meinen Figuren gehe hervor, dass ich „den Contact leugne dann, wenn die jüngsten Blätter auf dem Querschnitt[1]) mit ihren Seitenflächen nicht mit den Seitenflächen, d. h. den Querschnittslinien der älteren Blätter oder mit dem Scheitel in unmittelbarer Berührung stehen" (p. 432). Diese Auffassung von Contact sei aber „ganz verfehlt" (p. 433). Das ist sie, und Leisering kam wohl nur deshalb dazu, sie bei mir vorauszusetzen, weil er in meinen Figuren das für wirkliche [Quer]schnittsflächen der Blätter hielt, was nur optische Querschnitte [ware]n. Er selbst hat ja in seinen Fig. 3 und 4, Taf. VII dasselbe [Verf]ahren angewandt; beide stellen denselben Scheitel dar, Fig. 3

1) Von mir gesperrt. W.

bei Einstellung auf die wirkliche Querschnittsfläche der Blätter, Fig. 4 bei Einstellung auf eine tiefere Ebene, auf den optischen Querschnitt der Basalregion der jüngsten Blätter. Meine Figuren entsprechen nun immer dieser Fig. 4, es wurde immer auf die Basis der jüngsten Blätter eingestellt. Contact konnte aber auch da nicht gefunden werden.

Damit also, dass er mir eine „ganz verfehlte" Auffassung vom Contactbegriff unterzuschieben versucht, kann Leisering meine den Contactmangel constatirenden Befunde nicht aus der Welt schaffen. Ehe wir nun zu einer weiteren Analyse des Contactbegriffes übergehen, wollen wir nochmals an der Hand neuer Untersuchungen das Fehlen des Contactes bei *Linaria purpurea* feststellen, also, ich wiederhole, das Fehlen des Contactes zwischen den Blattbasen.

Da ich, die frühere Methode der Untersuchung und Darstellung benutzend, nur meine früheren Resultate und Zeichnungen hätte wiederholen können, und da sich die von Leisering benutzte Methode als ungenügend erwies, verfuhr ich diesmal folgendermassen. Der Scheitel wurde in dünne Querschnitte zerlegt und die ganze Serie von Querschnitten zur Darstellung gebracht. Wenn irgendwo Contact besteht, dann muss sich das auf einem der successiven Querschnitte zeigen; jedenfalls können die Gegner dann nicht behaupten, auf dem von mir wiedergegebenen Schnitte bestehe allerdings kein Contact, er sei aber sicher etwas weiter unten vorhanden. Natürlich sind zwei Wege möglich, solche Querschnitts-Serien zu erhalten: man kann sie mit dem Rasirmesser herstellen oder das Mikrotom zu Hilfe nehmen. Beide Wege wurden eingeschlagen, in beiden Fällen ergaben sich übereinstimmende Resultate. Für sich allein würde die Einbettungsmethode auch nicht völlig einwandsfrei sein, da man annehmen könnte, dass durch das Fixiren, Entwässern und Einbetten die ursprünglichen Contactbeziehungen geändert werden könnten. Aber der Vergleich mit Präparaten, die nach der anderen Methode, vermittelst Handschnitt, gewonnen worden waren, ergab, dass dies nicht der Fall ist; am fixirten und eingebetteten Scheitel liessen sich durchaus dieselben Contactverhältnisse feststellen.

Fixirt wurden die bis möglichst weit nach oben hin entblätterten Sprossspitzen in verdünnter Flemming'scher Lösung (nach Hof, 898, p. 67) 24 Stunden lang. Dann wurden sie nach etwa 12stündigem Auswaschen in fliessendem Wasser für je vier

Stunden in 20, 30, 50, 60, 70, 80 und 90 % Alkohol, für 24 Stunden in 96 % und für 12 Stunden in 100 % Alkohol gebracht und dann über Chloroform in Paraffin von 52° Schmelzpunkt übertragen. Die Schnittdicke betrug 10 μ. Eine Färbung der Präparate erwies sich als unnöthig, da es sich ja nur um die Umrisslinien handelte.

Für die zeichnerische Darstellung waren natürlich die Mikrotomschnitte viel günstiger als die mit der Hand hergestellten Präparate, da sie gleichmässig dick und genau parallel geschnitten sind. Die auf Taf. VIII abgebildeten Scheitel von *Linaria purpurea* stellen also Mikrotomschnitte dar. Ich bemerke aber nochmals ausdrücklich, dass selbstverständlich stets auch lebende Objecte zu eingehendem Vergleich herangezogen wurden, ohne dass sich wesentliche Unterschiede ergeben hätten, und dass auch nach beiden Methoden hergestellte Längsschnitte in grosser Anzahl untersucht wurden. Nur eignen sich letztere aus früher dargelegten Gründen weniger zur Darstellung. Ueberdies ist es ausserordentlich schwer, genau orientirte Längsschnitte zu erhalten, also wenn es sich um viergliedrige Quirle handelt, entweder Diagonalschnitte oder solche, die mit der Diagonalebene einen Winkel von 45° bilden.

Die auf Taf. VIII in Fig. 3—10 abgebildete Serie von unmittelbar aufeinanderfolgenden Querschnitten stammt von einem Spross von *Linaria purpurea*, der viergliedrige Quirle trug. Die Reihenfolge der Schnitte ist von oben nach unten, und Fig. 3 stellt den ersten Schnitt dar, auf dem die Scheitelkappe selbst mitgetroffen ist. Die Blätter des jüngst abgegliederten Wirtels sind mit II, die des nächstälteren mit I bezeichnet; von letzteren wurde der Raumersparniss halber nur der innere Contour wiedergegeben. Wie man sieht, berühren sich die jungen Organe nirgends miteinander oder mit dem Scheitel selbst, dieser erhebt sich als flache freistehende Kuppe. Auf dem nächstfolgenden Schnitte, Fig. 4, ist der obere Theil der Blattbasen des jüngsten Quirles getroffen, von ihnen aus erhebt sich schräg nach oben ansteigend die Scheitelkuppe. Mit den Organen I findet nirgendwo Berührung statt. Fig. 5 zeigt in der starken Ausbuchtung des Stengelquerschnittes die nächstfolgenden 10 μ der Blattbasen von II, auch hier werden diese von den Blättern des nächstälteren Quirles nirgends berührt. Auch auf dem nächstunteren Schnitt, Fig. 6, ist das noch nicht der Fall, und ebensowenig in Fig. 7, wo zwar der Stengelquerschnitt noch eine leise Einbuchtung aufweist, wo man aber schon sehr in Zweifel sein kann, ob die an den vier Ecken des Stämmchens

gelegenen peripheren Partien noch zu den Blattbasen des Wirtels II gerechnet werden können. Auf dem folgenden Schnitt aber, Fig. 8, sind die Blattbasen nun völlig verschwunden. Der Stengel hat den für Sprosse mit viergliedrigen Quirlen normalen viereckigen Umriss, keine seitliche Einbuchtung deutet mehr auf die etwaigen Grenzen der Blattbasen hin. Auch die Gewebedifferenzirung ist auf dieser Querschnittshöhe — 50 μ unter der Scheitelkuppe — schon ziemlich weit vorgeschritten, centrale und periphere Schichten sind deutlich von einander abgegrenzt. Aber auch hier ist noch kein eigentlicher Contact zu constatiren, nur an der einen Seite, bei *C*, legt sich das eine Blatt des Quirles II unmittelbar an das Stämmchen an. Erst auf Fig. 9, auf dem 60 μ unter der Scheitelspitze gelegenen Querschnitte tritt enger, unmittelbarer Contact auf; es ist aber undenkbar und jedenfalls eine sehr gezwungene Annahme, dass die Basen der Blätter II bis hier herab reichten. Der nächste Schnitt, Fig. 10, hat schon die Basen der Blätter I quer getroffen.

Hier besteht also ein Contact im Sinne Leisering's, ein Contact der Blattbasen, in der That nicht. Natürlich sind die freien Räume, die zwischen den einzelnen Organen bestehen, absolut und relativ nur klein, und es ist daher verständlich, dass sie leicht übersehen werden können. Aber die Grösse der trennenden Räume ist selbverständlich von durchaus nebensächlicher Bedeutung. Denn ein im Sinne der mechanischen Theorie wirkender Contact kann natürlich nur in der denkbar innigsten und directesten gegenseitigen Berührung bestehen, und von einer solchen kann keine Rede sein, wenn Zwischenräume, und seien sie auch noch so klein, vorhanden sind.

Eine weitere Reihe successiver Querschnitte stellen die Fig. 11—15, Taf. VIII, dar. Wiederum beziehen sie sich auf *Linaria purpurea*, und zwar auf einen Spross mit dreigliedrigen Wirteln. Die Schnitte sind nicht ganz genau senkrecht zur Längsachse des Stammes geführt, sondern das Präparat war, wie besonders an Fig. 12 und 13 deutlich ersichtlich ist, leicht in der Richtung des Pfeiles in Fig. 11 gegen die Verticale geneigt. In Fig. 11 ist der erste Schnitt gezeichnet, auf dem, von oben nach unten gerechnet, die Scheitelkuppe erscheint. Man sieht, dass der Scheitel eben im Begriff ist einen neuen dreigliedrigen Blattwirtel entstehen zu lassen; doch sind die Anlagen noch so jung, dass sie sich kaum über die Scheitelfläche erheben, und sich ihr Ort nur an dem gebuchteten Umriss des Vegetationspunktes verräth. Die untere

Ebene des Schnittes dürfte also etwa gerade durch diejenige Region des Scheitels hindurchgehen, in der sich die ersten zur Anlage neuer Blätter führenden Vorgänge abspielen. Von einer mechanischen Beeinflussung dieser Vorgänge durch den nächstälteren Blattkreis wird man aber nicht reden können, da, wie aus der Fig. deutlich hervorgeht, die Blätter I, I, I nirgends den Scheitel berühren. Auch auf den beiden nächsten nach unten zu unmittelbar sich anschliessenden Schnitten ist das noch nicht der Fall (Fig. 12 und 13, Taf. VIII). Erst in Fig. 14, auf dem vierten Schnitte, also 30—40 μ unter der Kuppe des Vegetationspunktes, tritt enger Contact ein. Der nächsttiefere Schnitt (Fig. 15) enthält schon die Ansatzstellen der Blätter II.

Man wird nun nicht annehmen können, dass die Basen junger Blätter, die sich kaum über den Scheitel hervorwölben, bis etwa 30 μ unter die Scheitelkuppe herabreichen. Die Beobachtung wenigstens ergiebt keinerlei Anhaltspunkte für die Nothwendigkeit und Berechtigung einer solchen Annahme. Auch hier wieder sind natürlich die zwischen den einzelnen Organen liegenden Räume nur klein, aber auch hier wieder zeigt sich deutlich, dass kein Contact besteht.

Auf die Anführung weiterer Beispiele kann ich wohl verzichten; sie bieten im wesentlichen immer das Gleiche. Der Hauptnachdruck ist jedenfalls bei allen Contactuntersuchungen darauf zu legen, dass der Scheitel selbst sich in der Region, wo sich die ersten Andeutungen der neuen Anlagen zeigen, ringsum contactfrei erhebt. Denn sowie die jugendlichen Organe sich durch einige Zelltheilungen als solche zu erkennen gegeben haben, ist ihr Ort unverrückbar festgelegt. Es ist daher gleichgültig, ob sich die aus diesen Anlagen hervorgehenden Blätter späterhin „mit ihren Rändern

aufzudecken. Dass aber der Scheitel thatsächlich in der Region und zu der Zeit, wo die ersten Anfänge der Neuanlagen bemerkbar werden, keinerlei mechanische Contactbeeinflussungen seitens älterer Organe erleidet, scheint mir aus unseren neuen Untersuchungen definitiv hervorzugehen. Wir befinden uns damit übrigens in der erfreulichsten Uebereinstimmung mit Leisering, der ebenfalls einen Scheitel von *Linaria purpurea* beschreibt und abbildet (Fig. 31, Taf. VIII), bei dem „von einer mechanischen Beeinflussung des Scheitels seitens der älteren Blätter . . . nicht die Rede" sei (p. 457), und den „die Blätter weder mit ihrer Querschnittsfläche, noch in einer tieferen Ebene so berührten, dass sie ihn hätten von aussen drücken können" (p. 458). Wir werden später in dem Abschnitte über den „Druck" noch hierauf zu sprechen kommen. Vorerst interessirt uns hier nur das Zugeständniss, dass der Scheitel von *Linaria purpurea* von den älteren Blättern nicht mechanisch beeinflusst wird und beeinflusst werden kann, weil er ringsum frei steht.

Der mechanischen Theorie bliebe hiernach nur noch eine Möglichkeit offen. Nämlich die Annahme, dass die ersten zur Neubildung einer Anlage führenden Vorgänge nicht in dem allseits freistehenden Theile des Scheitels, sondern unterhalb stattfänden, in den Regionen des Scheitelgewebes, die unmittelbar von den älteren Regionen berührt werden. — Aber schon die Betrachtung der eben geschilderten Querschnitts-Serien macht diese Annahme äusserst unwahrscheinlich. Es geht aus ihnen hervor, dass die Berührung der Stammspitze mit älteren Organen erst ziemlich tief unterhalb der eigentlichen Scheitelregion, da, wo die Gewebedifferenzirung schon ziemlich weit vorgeschritten ist, eintritt, während sich die ersten Spuren der Neubildungen ziemlich dicht an der Kuppe des Vegetationspunktes bemerkbar machen. Noch deutlicher tritt dies auf Längsschnitten hervor. In Fig. 18, Taf. VIII ist ein Medianschnitt durch einen Spross von *Linaria purpurea*, der viergliedrige Quirle trug, dargestellt, und zwar ist der Schnitt durch die Diagonalebene, also durch die Medianen zweier einander gegenüberliegender Blätter (in der Linie *a—b*, Fig. 3) geführt.

In der Mitte der Figur ist die flach gewölbte Scheitelkuppe (*S*) erkennbar, rechts und links daneben, mit Kreuzchen bezeichnet, die beiden jüngsten Anlagen, gerade erst als leise Hervorwölbungen angedeutet. Es folgen nach unten (*A*, *A*) die zwischen je zwei Blättern des nächstälteren Quirles (II in Fig. 4) gelegenen Ecken

der Achse, also etwa die den Punkten *A* in Fig. 4 entsprechenden Stellen. Schliesslich sind noch, weiter unterhalb, bei *B*, *B* die oberen Ansatzstellen der Blätter des dritten Wirtels (I in Fig. 3—10) angedeutet, also etwa die Punkte *B*, *B* in Fig. 9.

Wieder finden wir die ersten Spuren der neuen Organe dicht an der oberen Scheitelfläche, in einer Region, die, wie unsere Querschnitte beweisen, von keinem älteren Organe berührt wird. Der Scheitel erhebt sich eben als freie flache (etwa oberhalb der Linie *a*—*a* Fig. 18 gelegene) Kuppe über die Stengelregion, an der die Blätter des nächstfolgenden Wirtels ansitzen. Diese (die etwa unterhalb der Linie *a*—*a* gelegen ist) ist, wie die Figur zeigt, schon breiter als der Scheiteldurchmesser, also schon etwas in die Dicke gewachsen. — Offenbar liegen auch bei *Linaria spuria* diese Verhältnisse ähnlich (vergl. Vöchting 902, Taf. II, Fig. 16). Näher auf Einzelheiten dieser Vorgänge, insbesondere die genauere Präcisirung des Ortes, wo sich die ersten Andeutungen der Neuanlage zeigen, auf die Gestaltung des Zellnetzes und andere für das Verständniss der Blattstellung sehr wichtige Fragen, möchte ich vorderhand und an dieser Stelle nicht eingehen. Es genügt uns hier der Nachweis, dass der Ort der jüngsten Anlagen am Scheitel bestimmt wird, ohne dass von einem mechanischen Einflusse älterer Organe auf diesen Vorgang die Rede sein kann; denn der Scheitel steht mit keinem älteren Organe an der kritischen Region in unmittelbarer Berührung.

Ob späterhin, also etwa auf einem Stadium, wo die jüngsten Anlagen die Grösse des Blattes *a* in Leisering's Fig. 11 (= unserer Fig. 1, Taf. VIII) erreicht haben, Contact der Blattbasen eintritt, ist für unsere Frage gleichgiltig. Aber auch das ist, wie unsere neuen Untersuchungen in Uebereinstimmung mit den früheren ergeben, bei *Linaria purpurea* nicht der Fall. Da berühren sich die Blattbasen im allgemeinen überhaupt nie, auf keinem Entwickelungs-Stadium in dem Sinne, den die mechanische Theorie verlangt.

Freilich lässt sich diese Frage, ob zwischen den Blattbasen ein unmittelbarer Contact eintritt, in vielen Fällen kaum mit absoluter Sicherheit entscheiden. Und zwar deshalb, weil sich die Blattbasen fast nie ganz scharf umgrenzen lassen. Blattgewebe und Stammgewebe gehen ja continuirlich ineinander über, und an keinem Punkte kann man mit Bestimmtheit behaupten, hier hört das Blatt auf und es beginnt das Achsengewebe. Leisering's

Definition, es sei alles das zum Blatt zu rechnen, „was sich über die Ebene des Stengels erhebt“ (902 II, p. 436), genügt natürlich auch nicht zu einer scharfen Abgrenzung, und erst recht nicht „die Modificirungen des isodiametrischen Zellumfanges in dem ganzen Umfang des Blattgrundes“ (p. 459). Es ist daher in sehr vielen Fällen nöthig, die Grenzen der Blattbasen willkürlich festzusetzen, und dann hat natürlich der behauptete Contact zwischen den Blattbasen nur relativen Werth. Aber auch da, wo ein solcher Contact wirklich unzweifelhaft besteht, ist daran festzuhalten, dass ein Stadium vorhergegangen ist, wo dieser Contact noch nicht bestand und noch nicht bestehen konnte, weil die Anlagen zu klein waren, um sich „mit ihren Rändern auf die Ränder des Grundes der älteren Blätter heraufzulegen“.

Da aber tritt nun das Schwendener'sche Entwickelungsfeld helfend ein. Mit der Einführung dieses Begriffes wird zugegeben, dass die Neubildungen in ihren ersten Entwickelungszuständen, in denen doch ihr Ort schon definitiv festgelegt ist, die von der mechanischen Theorie geforderten Contactbeziehungen nicht aufweisen können, weil sie zu klein dazu sind. Es wird deshalb angenommen, dass sie potentiell doch schon in ihrer ganzen Grösse vorhanden sind, indem sie auf der ganzen Area, die sie später einmal einnehmen, das Entstehen anderer Neubildungen verhindern. Diese Area ist das Entwickelungsfeld, und das Entwickelungsfeld also geht die Contactbeziehungen mit den älteren Blättern ein, die die junge Anlage selbst noch nicht leisten kann.

Ehe wir indessen die Frage erörtern können, ob und wie das möglich ist, und ob überhaupt die Einführung des neuen Begriffes gerechtfertigt ist, müssen wir vorher noch näher auf einen anderen Punkt eingehen, auf die Grösse der Anlagen. Wir werden im Verfolge unserer Untersuchungen auch dieses Punktes schliesslich auf das Entwickelungsfeld stossen und wollen dann an die kritische Analyse des Begriffes herantreten. —

Vorher noch ein Wort über die anderen Fälle. in denen ich Contactmangel constatirt hatte und Leisering meine Befunde bestreitet. Ich kann natürlich nicht jeden einzelnen Fall nochmals nach der neuen Methode untersuchen. Im allgemeinen sind wohl Leisering's Einwände durch das Vorhergehende erledigt, und wir können nach wie vor annehmen, dass *Linaria purpurea* nicht die einzige Pflanze ist, bei der kein Contact besteht.

Nur einen Fall möchte ich noch kurz erwähnen, den der Nymphaeaceen, bei denen ich in Uebereinstimmung mit Raciborski und im Gegensatz zu Schwendener ebenfalls Contactmangel gefunden hatte. Leisering „bringt aber dem Schwendener'schen Nachweis des Contactes mehr Vertrauen entgegen" (p. 451) und meint, wenn ich bei den von Schwendener untersuchten Nymphaeaceen niemals solche Bilder, wie dieser sie giebt, hätte erhalten können, so beruhe das darauf, „dass ich nicht lange genug gesucht hätte" (p. 451). Ich habe inzwischen Gelegenheit gehabt, weiter zu „suchen". Durch die grosse Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Goebel, dem ich auch hier nochmals meinen Dank aussprechen möchte, war ich in der Lage, eine Knospe von *Victoria regia* zu untersuchen. Der Scheitelschnitt ist in Fig. 16, Taf. VIII abgebildet. Ein Vergleich mit den entsprechenden Figuren Raciborski's (894, Fig. 8) und Schwendener's (898, Fig. 1, Taf. X) ergiebt als Resultat eine Bestätigung von Raciborski's Befund in allen wesentlichen Punkten, während wieder die Schwendener'sche Figur weder mit der Raciborski'schen noch mit der meinen übereinstimmt. Allerdings hat Schwendener laut Text (898, p. 186) eine junge Keimpflanze untersucht, während die von Raciborski und mir untersuchten Knospen schon junge Blüthenanlagen aufweisen. Möglich, dass die grosse Verschiedenheit der Bilder damit zusammenhängt; indessen Schwendener bemerkt selbst (898, p. 188): „Ein principieller Unterschied zwischen jungen und alten Pflanzen [sc. bezüglich der Contactverhältnisse], der ja auch von vornherein nicht zu erwarten war, besteht also thatsächlich nicht." Da aber dann die Differenzen in unseren Befunden kaum erklärbar würden, muss man vorderhand doch annehmen, dass die Scheitel junger Keimlinge sich in mancher Hin-

3. Die Grösse der Anlagen und das Entwickelungsfeld.

Was die Grösse der Anlagen und ihren Einfluss auf das Zustandekommen der Blattanordnung betrifft, so gehen weder Leisering (902, p. 461 ff.) noch Weisse (902, p. 609) auf den Kernpunkt meiner Beweisführung ein. Diese bestand im wesentlichen in dem Nachweise, dass weder die absolute noch die relative Grösse gleichnamiger Anlagen derselben Species constant sei, und dass trotz gleicher relativer Grösse der Anlagen verschiedene Stellungsverhältnisse zu Stande kommen oder aber trotz verschiedener relativer Grösse gleiche Anordnungen der Blätter resultiren können. Verschiedenheiten der relativen Grössenverhältnisse sind also, so schloss ich, im Gegensatze zu den Voraussetzungen der mechanischen Theorie für das Zustandekommen bestimmter Blattstellungen ohne Einfluss (Winkler 901 I, p. 32 ff.).

Demgegenüber erklärt Leisering (902, p. 463), es beziehe „sich die Behauptung, dass Stellungsänderungen bedingt seien durch Schwankungen in der relativen Grösse der Anlagen, selbstverständlich nur auf eine gegebene Achse". Und ebenso Weisse (902, p. 610): „. . . die mechanische Theorie der Blattstellungen behauptet selbstverständlich nur, dass bei gleicher Basis die gleiche relative Grösse der Blattanlagen auch dieselbe Stellung bedingt." Aber diese Berufung auf den Unterbau entkräftet meine Argumentation doch noch nicht.

Zunächst einmal ist klar, dass die Basis nur dann die Blattbildung, also bei alternirenden Wirteln, die Zahl der Glieder mechanisch beeinflussen kann, wenn sie in unmittelbarem Contact mit der blattbildenden Zone des Scheitels steht. Dass das nicht der Fall ist, hatte ich aber vorher nachzuweisen versucht. Weisse hat auch erkannt, dass die Berufung auf die Basis nur dann etwas hilft, wenn wirklich Contact da ist. Er sagt (902, p. 611): „Nun könnte Winkler vielleicht behaupten, er hätte die Basis absichtlich ausser Acht gelassen, da ja nach seiner Meinung bei *Linaria purpurea* die Blätter ohne Contact angelegt würden." Aber anstatt nun auch nur den Versuch zu machen, diese Meinung als irrthümlich nachzuweisen, begnügt er sich mit der Bemerkung: „Ja dann sieht man eben, zu welchen paradoxen Consequenzen eine solche fehlerhafte Annahme führt", und beruhigt sich betreffs der Contactfrage bei der durchaus ungenügenden von Schwendener (901, p. 7, Fig. 5)

veröffentlichten Scheitelansicht, auf deren mangelnde Beweiskraft ich (901, II, p. 280) schon in meiner ersten Erwiderung hingewiesen hatte, und von der sogar Leisering (902, p. 436) zugiebt, sie könne „in der That nur als schematisch betrachtet werden"! — Solange also nicht das Bestehen des Contactes einwandfrei nachgewiesen ist, nützt die Berufung auf die Basis nichts. Es liegt mir natürlich durchaus fern, damit jeden bestimmenden Einfluss der älteren Blätter auf den Entstehungsort der jüngeren leugnen zu wollen; nur halte ich den Beweis dafür, dass diese Beeinflussung, an deren Vorhandensein auch ich glaube, eine rein mechanische sei, für noch nicht erbracht, und ich glaube auch nicht, dass er je wird geliefert werden können.

Weiter ist folgendes zu bedenken. Wenn wirklich bei gleicher Basis die gleiche relative Grösse der Blattanlagen auch dieselbe Stellung bedingt, so wird man umgekehrt erwarten müssen, dass bei gleicher Basis und gleicher Stellung auch die relative Grösse der Anlagen dieselbe sein wird. Lässt es sich aber erweisen, dass bei gleicher Basis und gleicher Stellung die relative Grösse verschieden ist, so ist letztere, die relative Grösse, offenbar als nebensächliches Moment für das Zustandekommen der Blattstellung gekennzeichnet. Dieser Nachweis ist nun aber im I. Theile dieser Untersuchungen erbracht und ausdrücklich im Text (p. 41) besprochen worden. In Fig. 27 und 32 sind Scheitel von Sprossen abgebildet, bei denen die Basis gleich ist (in beiden Fällen viergliedrige Quirle), die Stellung ebenfalls dieselbe bleibt, die relativen Grössen aber erheblich verschieden sind. Und dasselbe ergiebt sich, wie eine Vergleichung der Fig. 28 und 33 lehrt, auch für fünfgliedrige Wirtel. Dass es sich dabei natürlich um Scheitel verschiedener Achsen handelt, ist deswegen ohne Belang, weil der Unterbau in beiden Fällen gleich ist. Die Vergleichung der entsprechenden Figuren lehrt unmittelbar, dass z. B. bei dem in Fig. 33 dargestellten Scheitel die relative Grösse der Organe erheblich abnehmen könnte, ohne dass, wie Fig. 28 zeigt, Stellungsänderungen die nothwendige Folge sein müssten.

Endlich aber und vor allem gehört *Linaria purpurea* zu den Pflanzen, bei denen alle die dargestellten Stellungsverhältnisse, zwei- bis sechsgliedrige Quirle, und noch eine grosse Anzahl anderer auch an ein und derselben Achse vorkommen. Man findet sehr häufig Sprosse, die unten decussirt sind, dann aber plötzlich und unvermittelt zur Bildung 3-, 4-, 5- oder 6gliedriger Wirtel

übergehen; von dreigliedrigen Quirlen erfolgt häufig der Sprung zu vier- bis sechsgliedrigen Quirlen, auch zu spiraliger Anordnung verschiedenster Art kann die Stellung umspringen, kurz alle nur denkbaren Uebergänge sind bei unserer Pflanze an derselben Achse zu finden[1]). Alle diese Stellungsänderungen vollziehen sich nach der Schwendener'schen Theorie auf Grund von Aenderungen in den relativen Grössen der Blattanlagen.

Nun ist es natürlich unmöglich, ein- und denselben Spross das eine Mal zu untersuchen, so lange er viergliedrige, das andere Mal, wenn er fünfgliedrige Quirle bildet; denn man muss den Scheitel zu der Untersuchung opfern. Die eben erwähnte Schlussfolgerung der mechanischen Theorie lässt sich also nur indirect beweisen oder gegenbeweisen (denn directe Scheitelbeobachtungen von Uebergangsstadien vermögen, worauf wir noch zu sprechen kommen, in unserer Frage nichts zu entscheiden). Offenbar wäre die Annahme, dass Stellungsänderungen immer von Aenderungen der relativen Grössenverhältnisse begleitet seien, nur dann gerechtfertigt, wenn sich zeigen liesse, dass verschiedenen Stellungen auch immer verschiedene relative Grössen entsprächen. Dass das aber nicht der Fall ist, habe ich eben ausführlich bewiesen. Die Scheitel können gleich gross und die Anlagen gleich gross, die Stellungen aber doch verschieden sein; umgekehrt können die Scheitel verschieden gross und die Anlagen gleich oder auch verschieden gross, die Stellungen aber doch gleich sein.

Andererseits zeigt die Beobachtung fertiger Sprosse, dass die Basis gleich, die Stellung aber verschieden sein kann. Ein Spross z. B., der viergliedrige Quirle bildet, kann weiter viergliedrige Wirtel bilden, oder er kann die Gliederzahl unvermittelt auf fünf oder sechs erhöhen. Die Basis ist in allen drei Fällen dieselbe, sie können wir also ausser acht lassen. Man könnte nun auf dem Boden der mechanischen Theorie annehmen, der Scheitel habe sich plötzlich so vergrössert, dass anstatt vier nunmehr fünf Anlagen der bisherigen Grösse Platz fänden, in Folge dessen müsse sich die Zahl der Glieder im Wirtel auf fünf erhöhen. Aber diese

1) So wurden z. B., um nur einige wenige Beispiele zu geben, Sprosse beobachtet, bei denen die Zahl der Glieder im Quirl, von der Basis nach der Spitze zu gerechnet, betrug I: 3, 3, 3, 6, 6, 6, 5, 5, Scheitel fünfgliedrig; II: 3, 4, 6, 6, 6 und weiter 6 bis zum Scheitel; III: 3, 5, 4, 4, 4 und weiter 4 bis zum Scheitel. (Man vergl. ferner Winkler 901 I, p. 59, 63 u. ö, wo ebenfalls Fälle angeführt sind, in denen sich die Basis als nicht ausschlaggebend erweist.)

Schlussfolgerung ist nicht zwingend, denn wir haben gefunden, dass die Scheitel verschieden gross, die Anlagen gleich und die resultirende Stellung doch gleich sein kann (Winkler 901 I, Taf. III, Fig. 27 und 32). Oder man könnte annehmen, die Grösse der Anlagen habe sich plötzlich so verringert, dass anstatt vier nunmehr fünf an dem gleich gross gebliebenen Scheitel Platz fänden. Aber auch das muss nicht nothwendig zu Stellungsänderungen führen, denn wir haben gesehen, dass die Scheitel gleich gross, die Anlagen verschieden gross, die Stellung aber gleich sein kann (l. c. Taf. III, Fig. 28 und 33).

Die Annahme also, dass der Uebergang von der Bildung viergliedriger Quirle zu der fünfgliedriger auf Grund von Aenderungen in den relativen Grössen erfolge, ist mindestens willkürlich und unbewiesen. Wir brauchen sie auch gar nicht zu machen, denn wir haben constatirt (l. c. Taf. III, Fig. 27, 28, 29), dass die Anlagen gleich, die Scheitel gleich und die Stellungen doch verschieden sein können. Der Uebergang kann sich also auch ohne Aenderung der Grössen so vollziehen: „Wenn an gleich grossen Scheiteln verschiedengliedrige Quirle aus gleich grossen Anlagen angelegt werden, so treten, falls die Gliederzahl erhöht wird, die Blätter eben näher aneinander heran, und falls sie erniedrigt wird, lassen sie weitere Lücken zwischen sich offen" (Winkler 901 I, p. 40).

Da wir also gefunden haben, dass Stellungsänderungen — wir haben dabei vorerst immer nur Quirlstellungen im Auge, an denen sich anschaulicher exemplificiren lässt — durchaus nicht mit Grössenänderungen verbunden, geschweige denn durch sie bedingt zu sein brauchen, und dass es weder nachgewiesen noch überhaupt wahrscheinlich ist, dass beide Vorkommnisse immer aneinander geknüpft sind, so werden wir es nach wie vor als wahrscheinlich bezeichnen müssen, dass die relative Grösse der Blätter am Zustandekommen der Stellungsänderungen und damit auch an dem der normalen Stellungen unschuldig ist. Nun sagt freilich Leisering (902, p. 464): „Eine Stellungsänderung tritt in unserem Falle [vierblättrige Quirlstellung] erst dann ein, wenn entweder die Lücke zwischen je zwei älteren Organen so gross, resp. die neu entstehende Anlage so klein ist, dass eine Anlage die Lücke nicht ausfüllt; dann finden zwei Organe in derselben Platz; oder, wenn die Organe zu gross werden für die Lücke, so muss eines ausfallen, resp. in einem beträchtlich höheren Niveau entstehen, da

der Raum dann nicht mehr für alle vier Organe genügt." Mit anderen Worten, Leisering sieht in der relativen Grösse nicht mehr, wie Schwendener nach seiner ursprünglichen Definition (878, p. 57), „das Verhältniss der Grösse der Anlagen zum Gesammtumfang" des Scheitels, sondern das Verhältniss der Grösse der Anlagen zur Grösse der auszufüllenden Lücke. Das ist aber etwas ganz anderes. Indessen auch diese Umdefinirung beweist noch nichts, obwohl Leisering sich auf scheinbare Beobachtungen stützt.

Er bildet Fig. 37, Taf. VIII (die Fig. habe ich in Fig. 17, Taf. VIII reproducirt) einen Scheitel von *Linaria purpurea* ab, der decussirt war und gerade im Begriff ist, unvermittelt zur Ausgliederung alternirender viergliedriger Quirle überzugehen. Dabei steht, wie das die Regel ist, der neue Wirtel in Diagonalstellung zu den Blättern der beiden nächstälteren zweigliedrigen Quirle. „Da sieht man nun sofort", meint Leisering (902, p. 465), „dass die Stellungsänderung begleitet oder vielmehr bedingt ist durch eine plötzliche Abnahme der Grösse der Anlagen im Verhältniss zum Umfang. Denkt man sich, dass entsprechend der Fortsetzung der bisherigen Stellung über den Blättern des Paares I I je eine von den jungen Anlagen stände, so würde dieselbe die Lücke, welche sich zwischen den Blättern II II am Scheitel öffnet, lange nicht ausfüllen. Es ist vielmehr für die viel kleineren jungen Anlagen in jeder Lücke so viel Platz vorhanden, dass bequem zwei Organe nebeneinander in den Lücken Raum finden. Die Stellungsänderung ist also [1]) bedingt durch die Aenderung in der relativen Grösse der Organe."

Der Schluss ist etwas voreilig. Im günstigsten Falle liesse sich der Leisering'schen Beobachtung entnehmen, dass die Stellungsänderung mit Grössenänderungen Hand in Hand geht; ob letztere aber erstere bedingen, darüber lässt die eingehendste Betrachtung des Scheitels keine sicheren Schlüsse zu. Natürlich könnte man mit mindestens demselben Rechte gerade umgekehrt schliessen, dass die Stellungsänderungen als Primäres das Kleinerwerden der Anlagen erst zur Folge hätten. Der Scheitel bildet anstatt wie bisher zwei, plötzlich vier Anlagen. Da sich die Grössenverhältnisse des Scheitels selbst aber nicht geändert haben, so müssen sich jetzt zwei Anlagen in den Raum theilen, den bisher

1) Von mir gesperrt. W.

eine einzige eingenommen hat. Die natürliche Folge ist, dass die Anlagen jetzt nicht mehr dieselbe Grösse haben können wie vorher.

An und für sich sind beide Schlussfolgerungen gleichberechtigt, keine von beiden ist also ohne weiteres zwingend. Und Leisering hätte sich um so eher sagen müssen, dass seine Beobachtung durchaus keinen zwingenden Beweis für seine Deutung der Stellungsänderung als Folge des Kleinerwerdens der Anlagen abzugeben vermag, als Schwendener selbst schon (878, p. 51 und 58) auf die Frage eingegangen ist, ob die relative Grösse der Organe sich in der Verkettung von Ursache und Wirkung als das unmittelbar Gegebene darstellt oder aber deren Zahl.

Schwendener entscheidet sich für den ersten Punkt, ihm ist die Grösse der Anlagen das Primäre und ihre Zahl nur die durch jene bedingte nothwendige Folge. „Für die mathematische Betrachtung ist es natürlich gleichgültig, ob man Grösse oder Zahl als das unmittelbar Gegebene betrachte", sagt er (878, p. 58) mit Recht. Aber für die botanische Betrachtung des Blattstellungsproblems ist es eine Frage allerersten Ranges, denn es handelt sich dabei darum, zu entscheiden, ob die mechanische Theorie berechtigt ist, als einen der beiden Factoren, mit denen sie alle vorkommenden Stellungen erklären zu können vermeint, die relative Anlagengrösse als gegeben anzunehmen. Bei der Wichtigkeit dieser Frage und in Anbetracht des Umstandes, dass die hierbei maassgebenden Gesichtspunkte im ersten Theile unserer Untersuchungen nur kurz gestreift wurden (p. 17 und 32), müssen wir näher auf ihre Erörterung eingehen, zumal diese uns zu dem Begriffe des Entwickelungsfeldes hinführen wird.

Das, was Schwendener als Grund dafür angiebt, dass die relative Grösse als unmittelbar Gegebenes die Zahl der Glieder erst bedinge und nicht das umgekehrte Causalverhältniss stattfinde, ist nicht im Stande, den Leser davon zu überzeugen, dass die Entscheidung nothwendig im Sinne Schwendener's erfolgen müsse. Ueberhaupt wird über die ganze Frage im Verhältniss zu ihrer grundlegenden Wichtigkeit sehr rasch hinweggegangen.

Wenn es zunächst (878, p. 58) heisst: „Die Morphologie ... kann meines Erachtens die Zahl unmöglich voranstellen, sofern sie nicht einen unhaltbaren idealistischen Standpunkt einnehmen will", soll auf die Frage des „idealistischen" Standpunktes in dem Abschnitt „Die inneren Ursachen" noch näher eingegangen werden. Dass der Standpunkt aber, den man nach der Entscheidung für

die Zahl als Primäres einnimmt, „unhaltbar" ist, dafür ist Schwendener erst noch den Beweis schuldig. Auch darauf werden wir später noch zu sprechen kommen.

Was sonst betreffs unserer Frage noch angeführt wird, beschränkt sich im wesentlichen auf die folgende Stelle (878, p. 51): „Mit diesen Thatsachen [gewissen Grössenvariationen der Blüthen von Aroideenkolben] stimmt die weitere Beobachtung überein, dass junge Anlagen, welche an Wundflächen oder bei Kolben mit schiefer Basis an die sterile Partie der letzteren grenzen, nicht selten einen etwas grösseren Durchmesser erreichen als die übrigen, woraus hervorgeht, dass in geschlossenen Systemen der gegenseitige Druck der Organe die freie Ausdehnung derselben mehr oder weniger hemmt. Auf der andern Seite muss aber ebenfalls constatirt werden, dass die dadurch bedingten Unterschiede immer nur einen kleinen Bruchtheil der Normalgrösse betragen, sodass die naheliegende Annahme, jedes Organ dehne sich möglicher Weise unbegrenzt aus, bis es mit den benachbarten zusammenstosse, durchaus unzulässig erscheint. Die relative Grösse der Organe stellt sich hiernach, wenn man von den genannten kleinen Differenzen absieht, in der Verkettung von Ursache und Wirkung als das unmittelbar Gegebene dar, wogegen die im umgekehrten Verhältniss zur Grösse stehende Zahl pro Flächeneinheit als die durch jene bedingte nothwendige Folge erscheint. Es ist auch nicht zu leugnen, dass diese Beziehung zwischen Grösse und Zahl sich im Hinblick auf die bekannten Thatsachen der Pflanzenmetamorphose und der Organogenie von selbst als die naturgemässere darbietet. Vergleicht man z. B. einen jungen isolirt auftretenden Staubgefässhöcker mit den breitgezogenen Anlagen der Carpelle, oder ein im Werden begriffenes Laubblatt mit einer kleinen Bractee u. s. w., so wird man kaum noch im Zweifel sein können, dass die relative Grösse in der Hauptsache bei jedem Organ etwas morphologisch Gegebenes ist und nicht etwa erst durch die Nachbarschaft der anderen Organe oder überhaupt durch Mangel an Raum bedingt wird."

Aber dagegen muss Verschiedenes eingewendet werden. Erstens einmal wird wohl auch Schwendener wenigstens für die Kotyledonen zugeben, dass bei ihnen die Zahl mit mehr Wahrscheinlichkeit als Primäres angesprochen werden muss als die relative Grösse. Und dann scheint es mir insbesondere bei den Blüthen, die ja auch Schwendener als Beispiel anführt, unmöglich, ohne die Annahme eines die Gestaltungs- und damit auch die Zahlenverhältnisse

regulirenden „Bauplanes“ auszukommen[1]). Wenn Schwendener das einen „idealistischen“ Standpunkt nennen will, so kann ihm das natürlich niemand verwehren; aber er darf dann nicht vergessen, dass er selbst ihn im Grunde theilt. Nach ihm sind ja zwar nicht die Zahlenverhältnisse, aber die diese bestimmenden Grössenverhältnisse der Organe „durch unbekannte morphologische Gründe bestimmt“ (878, p. 128), und da die Organbildung in den Blüthen immer zu typischen, nach Zahl und Gestaltung genau bestimmten und vorher bestimmbaren Gebilden führt, so muss es offenbar etwas geben, das die ausschlaggebenden Grössenverhältnisse dem Bauplan der Blüthe entsprechend regulirt. Ob man aber dieses regulirende Princip bei der Bestimmung der Zahlenverhältnisse direct oder bei derjenigen der Grössenverhältnisse wirksam sein lässt, das ist natürlich für die Beurtheilung des Standpunktes gleichgiltig. — Dass auch bei der Ausgestaltung der Blüthen, gewisse Beziehungen zwischen der Zahl der Organe und der Grösse des verfügbaren Raumes bestehen, soll natürlich nicht geleugnet werden; nur fehlt jeder Beweis, dass diese Beziehungen auf ein Causalverhältniss zwischen beiden hindeuteten, nach dem die Raumgrösse als Primäres die Zahl der Organe bestimme. So hat z. B. bekanntlich Goebel (882, p. 353) darauf hingewiesen, dass die Zahl der Staubblattanlagen bei manchen Rosifloren innerhalb ein- und derselben Art sehr variabel ist, je nach der Grösse der Staubblattanlagen und je nach den Wachsthumsverhältnissen des Blüthenbodens kurz vor ihrer Entstehung. Und zwar steigt die Zahl der Staubblattanlagen, wenn entweder ihre Grösse abnimmt oder die Blüthenbodenzone, auf der sie entstehen, kurz vor ihrer Anlage an Grösse zunimmt. Aber Goebel bemerkt selbst neuerdings (901, p. 717, Anm. 1) bei Besprechung dieser Erscheinungen: „Wenn wir in einer Blüthe sehen, dass Organanlagen da in grösserer Zahl auftreten, wo am Blüthenvegetationspunkt mehr Platz ist, so ist damit keineswegs gesagt, dass die Raumverhältnisse für die Zahlenverhältnisse bedingend sind, gerade so gut kann man annehmen, dass dort mehr Platz geschaffen wird, wo der Blüthenvegetationspunkt zur Bildung von Organanlagen am meisten disponirt ist. Um irgend welche „mechanische“ Erklärung handelt es sich also bei derartigen Beziehungen nicht.“

---

1) Besonders aus Vöchting's Untersuchungen über Blüthenanomalien (898) geht das schlagend hervor.

Wenn sich also aus der Gestaltung der Blüthen durchaus keine entscheidenden Gründe dafür anführen lassen, dass das Causalverhältniss zwischen Grösse und Zahl der Organe in dem von Schwendener postulirten Sinne herrsche, so lassen andere Erwägungen es als wahrscheinlich erscheinen, dass die Organgrösse nicht der — neben dem Contact — ausschlaggebende Factor für Stellung und Zahl der Neuanlagen ist. Wenn nämlich die Grössen der Organe wirklich bei dem Zustandekommen der Blattstellungen die ihnen von Schwendener zugeschriebene Rolle spielen, so zeigt eine einfache Ueberlegung, dass die jungen Anlagen, sowie sie sich durch einige Zelltheilungen als solche zu erkennen gegeben haben, sofort mit ihrer vollen relativen Grösse in die mechanischen Vorgänge am Scheitel eingreifen müssen. Denn wenn sie etwa vorher, solange sie also kleiner sind, in mechanische Contactbeziehungen zu älteren Blättern treten würden, so müssten nach den von Schwendener entwickelten Anschlussregeln Stellungsänderungen eintreten, da dann, wenn die älteren Anlagen jeweilen den darüber befindlichen jüngeren als Auflager dienen, die Stellung nur bei constanter Grösse constant bleibt. Und auch deshalb müsste man annehmen, dass die jungen Anlagen von Anbeginn an mit ihrer vollen Grösse wirken, weil es sonst nicht verständlich wäre, dass die neuen Anlagencentren immer nur in der Einzahl und immer genau im Centrum der jeweils auszufüllenden Lücke auftreten. Man würde, wenn sie nicht sofort mit ihrer ganzen Grösse aufträten, erwarten müssen, dass die jüngstentstehende Anlage näher oder weiter von der nächstälteren Anlage entfernt, als ihrem späteren Centrum entspricht, hervorsprossen und erst im Verlaufe der weiteren Entwickelung an ihren rechten Platz zurechtgerückt würde. Und ebenso müsste es bei der allseitig gleichmässigen Befähigung des Scheitels zur Organbildung vorkommen, dass in einer Lücke mehr als eine Anlage aufträte (vergl. Winkler 901 I, p. 17, 32).

Von alledem ist nun aber, wie die Beobachtung lehrt, nichts der Fall. Es entsteht normaler Weise immer nur eine einzige Anlage an genau dem vorher zu bestimmenden, den Stellungsregeln entsprechenden Ort, und, das ist wesentlich, diese Anlage füllt auch da, wo strenger Contact herrscht, die Lücke, die sie auszufüllen hat, den Raum, den sie später einnehmen wird, zunächst nicht aus; ihre absolute und ihre relative Grösse ist in den ersten Stadien ihrer Entwickelung eine andere, und zwar eine kleinere,

als späterhin; sie tritt also nicht von Anbeginn an mit ihrer vollen relativen Grösse auf; diese kann also nicht als primär Gegebenes und als ursächlicher Factor für die Blattstellung angenommen werden.

Hier tritt nun wieder der ad hoc geschaffene Hilfsbegriff des Entwickelungsfeldes ein. Hier treffen also unsere Untersuchungen über die relative Grösse und über den Contact zusammen. Sowie wir fanden, dass Schwendener, um den Contact zu retten, seine Zuflucht zum Entwickelungsfelde nahm, so finden wir hier, dass auch das Postulat vom Gegebensein und Wirken der relativen Grösse nur mit Hilfe dieses Begriffes aufrecht erhalten werden kann. Diesen Begriff gilt es also jetzt genau zu analysiren, wobei auch auf die hierhergehörigen Ausführungen im I. Theile dieser Untersuchungen (p. 14 ff.) verwiesen sei.

Schwendener muss natürlich zugeben, dass die jüngsten Stadien der neuen Anlagen nicht dieselben Contactbeziehungen aufweisen können wie ältere Organe. „Im engeren, buchstäblichen Sinne besteht Contact selbstverständlich nur zwischen Organen, die nach aussen vorspringen und sich mit ihren Rändern oder Seitenflächen tangiren . . . Dagegen erheben sich die jüngsten Stadien seitlicher Organe, welche eben mikroskopisch erkennbar geworden, noch gar nicht über die Oberfläche und können demzufolge Contactbeziehungen, wie die eben erwähnten, unmöglich darbieten“ (Schwendener 898, p. 190, 191). Das gilt übrigens auch meistens noch für die ersten Stadien der Hervorwölbung (vergl. Leisering 902, p. 445). Trotzdem nun aber eigentlicher Contact, Contact im engeren, buchstäblichen Sinne, zugestandenermassen nicht besteht, erscheinen die neuen Anlagencentren doch genau an den nach den Regeln der Blattstellung zu erwartenden Stellen; mit andern Worten, für die Bestimmung ihres Entstehungsortes ist Contact „im engeren, buchstäblichen Sinne“ nicht erforderlich, und es ist daher auch für die Frage, welche Factoren den Ort einer Neubildung am Scheitel bestimmen, ohne Belang, ob die Anlagen späterhin jene engeren Contactbeziehungen aufweisen oder nicht. Aber, fährt Schwendener (l. c.) fort, „es besteht Anschluss oder Contact in einem anderen Sinne. Die Bildungscentren der jüngsten Anlagen zeigen nämlich dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwickelungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Aus-

gestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls vollständig beanspruchen. Zieht man nun die Grenzlinien zwischen den mikroskopisch erkennbaren Bildungsheerden der neuen Anlagen, gleichviel ob in Gestalt eines Polygons oder eines Ovals, so zeigt sich, dass diese Figuren sich genau so an die vorhergehenden anschliessen, wie die in geschlossener Ordnung vorspringenden Höcker oder wie körperliche Gebilde (Walzen, Pappschachteln u. dgl.), die man beim künstlichen Aufbau eines Spiralsystems zu den schon vorhandenen hinzufügt".

Offenbar ist das so aufzufassen, dass die Contactbeziehungen „im engeren, buchstäblichen Sinne", die zwischen den jüngsten und den älteren Anlagen nicht möglich sind, zwischen letzteren und den Entwickelungsfeldern der jüngsten Organe bestehen. Denn gerade die von Schwendener erwähnte Beobachtungsthatsache, dass die Bildungscentren der Neuanlagen von Anbeginn an dieselben relativen Abstände voneinander zeigen, wie die älteren schon im Höckerstadium befindlichen, ist ja zu erklären. Die Ursachen am Orte der Bildungscentren selbst zu suchen, das geht nicht an, das ist der „idealistische" Standpunkt. Nach Schwendener erklären sich die regelmässigen Abstände vielmehr dadurch, dass die gleich grossen Anlagen vom Scheitel übereinandergeschichtet werden wie Pappschachteln zu einem künstlichen Spiralsystem; wie hier die schon aufgeschichteten Pappschachteln den neu hinzukommenden, so „dienen die älteren Anlagen jeweilen den darüber befindlichen jüngern als Auflager" (Schwendener 878, p. 76). Da aber nun, wie Schwendener späterhin erkannte, bei den allerjüngsten Anlagen weder die Forderung der gleichen Grösse noch die der unmittelbaren Berührung zutrifft, so muss man nunmehr annehmen, dass oben am Scheitel nicht mehr die jüngsten Anlagen, sondern deren Entwickelungsfelder auf die älteren Anlagen daraufgelegt werden.

Wie aber soll man sich die Mechanik eines solchen Vorganges denken? Wie vor allem ist das Entwickelungsfeld selbst beschaffen, dass es ebensolche mechanische Beeinflussungen erfahren und bewirken kann wie eine vorgewölbte Anlage? Nehmen wir als Beispiel wieder einen etwa viergliedrige Quirle bildenden *Linaria*-Scheitel. Wir müssen da annehmen, dass eine gewisse Zeit, nachdem ein Wirtel abgegliedert worden ist, urplötzlich vier Entwickelungsfelder von der Grösse junger Anlagen vorhanden sind,

aber durchaus nicht nothwendig an den Orten, wo später die neuen Anlagen hervortreten. Sie können an jedem beliebigen Punkte des Scheitels auftreten und werden erst durch ihre gegenseitige mechanische Beeinflussung und durch die ebenfalls rein mechanische Beeinflussung der älteren Anlagen so placirt, dass ihre Centren mit den Orten zusammenfallen, wo später die jungen Organe hervortreten. Wie soll das aber vor sich gehen? Wenn man sich unter dem Entwickelungsfelde überhaupt etwas vorstellen soll, so kann das zunächst nichts anderes sein als eine bestimmte Gruppe von Zellen, eine Gruppe, deren Umfang durch innere, unbekannte Gründe festgelegt ist. Welche Beobachtung an irgend einem Scheitel berechtigt uns aber, solche Zellgruppen als vorhanden anzunehmen? Wo sind ihre Grenzen, und wie können sie in Folge der mechanischen Beeinflussung ihren Ort verändern? — Es scheint mir also doch nichts übrig zu bleiben als die Annahme, dass die Entwickelungsfelder von vornherein an dem Orte auftreten, den später die Anlagen einnehmen, also in unserem Beispiele, die Mitte der Lücke zwischen je zwei älteren Anlagen. Da eine mechanische Beeinflussung des Entwickelungsfeldes als ortsbestimmendes Moment also nicht in Betracht kommen kann, so bleiben nur noch zwei Annahmen.

Entweder man nimmt an, die Areae treten deswegen gerade in den Lücken auf, weil auf alle anderen Punkte des Scheitels von den älteren Anlagen ein so starker Druck ausgeübt werde, dass die Organbildung verhindert wäre. Damit würde man noch auf dem Boden der mechanischen Theorie bleiben. Aber auch dieser Ausweg kann nicht benutzt werden, wie wir noch in dem Abschnitt über den Druck genauer auseinandersetzen werden, und wie übrigens auch Leisering (902, p. 457) zugiebt. Oder aber man nimmt an, dass die Anlagen deswegen an ihrem bestimmten Orte auftreten, weil dort etwa die zu überwindenden inneren Widerstände am geringsten sind. Mit dieser Annahme aber hätten wir den Boden der mechanischen Theorie verlassen und wären zu dem Standpunkte gekommen, den Schwendener den idealistischen nennt, und der die Ursachen für den Ort der Neubildungen am Scheitel in erster Linie in diesem selbst sucht.

Solange also Schwendener nicht nachweist, inwiefern die Area dieselben mechanischen Beeinflussungen erleiden und ausüben kann wie vorgewölbte Anlagen, solange können wir in dem Entwickelungsfelde nichts anderes sehen als einen Hilfsbegriff, zu dessen

Aufstellung keine zwingenden Gründe vorliegen, und der nicht im Stande ist, die mechanische Theorie zu retten[1]).

Auch in anderer Hinsicht noch ist der Begriff des Entwickelungsfeldes nicht einwandfrei. Es wurde schon im ersten Theile dieser Arbeit (p. 15) darauf hingewiesen, dass der Begriff der Area vor allem bei denjenigen Pflanzen versagt, bei denen die Anlagen nicht nur ohne directe gegenseitige Berührung entstehen, sondern wo sie sich auch späterhin nicht, überhaupt nie berühren. Und wenn Schwendener auch jetzt noch leugnen sollte, dass es solche Pflanzen überhaupt giebt, so kann er doch nicht leugnen, dass bei manchen Pflanzen wenigstens ein seitlicher Contact zwischen den einzelnen Anlagen nicht vorhanden ist. Für dreikantige Cacteen hat er das ja selbst festgestellt; es gilt aber z. B. auch für viele Linarien, wie auch aus Leisering's Figuren hervorgeht. Hier berühren sich die Glieder eines Quirles z. B. seitlich überhaupt nie. „Da hier also zwischen den jungen Organen von Anbeginn an Räume liegen, die von ihnen im Verlaufe ihrer Ausgestaltung nicht vollkommen ausgefüllt werden, so können sie auch nach der Definition nicht zum Entwickelungsfelde gehören. Mit anderen Worten, hier befinden sich jederzeit neutrale Räume zwischen den Anlagen und auch zwischen den Areis" (Winkler, 901 I, p. 15). Hier ist also zum mindesten die Definition des Hilfsbegriffes nicht ausreichend.

Schliesslich sei noch auf die Consequenzen hingewiesen, die der Begriff der Area für die Auffassung der Berindung des Stammes mit sich bringt. Wenn die Areae sich wirklich lückenlos aneinanderschliessen und späterhin, der Schwendener'schen Definition entsprechend, restlos von den jungen Anlagen ausgefüllt werden, so folgt daraus mit unbedingter Nothwendigkeit, dass die Rinde der sich später zwischen die Anlagen einschaltenden Internodialstücke von den Blattbasen geliefert werden muss, sofern man nicht die ganz absurde Annahme machen will, dass bei der Streckung des Stammes die Blätter durch Gewebemassen, die aus dem Innern der Achse herausquellen, von einander getrennt würden. Schon im ersten Theile (p. 16) wurde auf diese Consequenz hingewiesen. Inzwischen ist nun aus dem Schwendener'schen Laboratorium

1) Diese Erörterungen über das Entwickelungsfeld gelten natürlich auch für Pflanzen, bei denen auf einem späteren Stadium der Hervorwölbung wirklich inniger Contact zu Stande kommt. Entscheidend für den Ort der Neubildung sind eben nur die allerersten Stadien.

eine Arbeit von **Tobler** (902) hervorgegangen, in der nachzuweisen versucht wird, dass das peripherische Stammgewebe seinen Ursprung nicht aus dem Gewebe des Blattes nehme, sondern dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe sei. Wie sich das mit der Hypothese des unmittelbaren Contactes zwischen den Entwickelungsfeldern vereinigen lassen soll, ist mir unerfindlich.

Näher auf die Berindungsvorgänge brauche ich um so weniger einzugehen, als schon von **Čelakovský** (902) der Nachweis geführt worden ist, dass sich in der That die Blattbasen an der Berindung der Internodien betheiligen. Für die zahlreichen Pflanzen, bei denen auf einem gewissen — dem Stadium des „Entwickelungsfeldes“ folgenden — Stadium wirklich inniger Contact eintritt, ist das ja auch gar nicht anders denkbar. In den Fällen, wo weder anfangs noch später Contact herrscht, wird man natürlich ohne weiteres annehmen dürfen, dass da auch die zwischen den Anlagen sich hinziehenden Scheitelstrecken zu der Berindung mit herangezogen werden. —

Durch diese Ueberlegungen über die Grösse der Anlagen und das Entwickelungsfeld wird nun auch der Versuch **Leisering**'s (902, p. 468 ff.) hinfällig, den von mir constatirten Vorgängen bei Stellungsänderungen ihre Beweiskraft gegen die mechanische Theorie zu nehmen und sie auf seine Weise zu „erklären“. Ich hatte gefunden, dass bei gewissen Stellungsänderungen Lückenbildungen vorkommen, die mit den Voraussetzungen der **Schwendener**'schen Theorie, insbesondere mit deren Hilfshypothese von der allseitig gleichmässig vorhandenen Befähigung des Scheitels zur Blattbildung, in schärfstem Widerspruche stehen. So bleibt z. B. bei *Linaria purpurea* beim unvermittelten Uebergang von zweigliedrigen zu dreizähligen Quirlen das eine Glied des zu erwartenden Blattpaares einfach aus, sodass auf ein einziges unpaares Blatt unmittelbar ein dreigliedriger Wirtel sich anschliesst. An der Stelle, wo das Blatt zu erwarten war, klafft dann eine weite Lücke, die mit der Theorie des unmittelbaren Anschlusses unvereinbar ist. Nach meiner Ansicht wenigstens.

Aber nach **Leisering** (902, p. 469) „erklären“ sich diese Vorkommnisse „ohne jede Schwierigkeit“ daraus, „dass ein Organ seitens des Scheitels nur dann in eine Lücke angelegt wird, wenn dieselbe für die gegebene Grösse des Organs auch den genügenden Platz darbietet, ist dies nicht der Fall, so unterbleibt einfach an dieser Stelle die Blattbildung, es tritt eine Lücke

auf" (p. 468). Zum besseren Verständniss dieser „Erklärung" wird dann noch in längerer Ausführung bewiesen, dass vier gleich grosse Kugeln einen grösseren Raum einnehmen als drei. Und im Anschluss daran sucht Leisering nach meinen Figuren zu zeigen, dass die Lücke in den abgebildeten Scheiteln zu klein ist, um ein Organ von der Grösse des ihr gegenüberstehenden Blattes aufzunehmen.

Diese Argumentation wäre natürlich nur dann von Gewicht, wenn die jungen Organe sofort mit der Grösse, die sie in den dargestellten Fällen besitzen, aus dem Scheitel heraussträten. Das ist aber nicht der Fall, es ist vielmehr eine selbst von den Anhängern der mechanischen Theorie zugestandene entwickelungsgeschichtliche Thatsache, dass die jugendlichen Anlagen in ihren ersten Entwickelungsstadien nur wenige Zellen umfassen, und dass sie erst allmählich durch continuirliches Wachsen die Grösse erreichen, die etwa das Organ III in Fig. 20, Taf. II (Winkler 901 I) besitzt. Bei den Lücken dagegen ist es eher umgekehrt. Es ist unzulässig, wenn Leisering erwartet, dass die Lücken sich ebenso vergrösserten und verbreiterten wie die ihnen entsprechenden Blätter; im Gegentheil, die Lücken werden eher kleiner werden. Daher ist es nur natürlich, wenn in Fig. 18, Taf. II, die ein vorgeschrittenes Stadium dieses Uebergangsmodus darstellt, die Lücke sehr erheblich kleiner ist als das gegenüberliegende Blatt III; letzteres ist eben gewachsen, die Lücke nicht. In Fig. 19 und 20 derselben Tafel sind jüngere Stadien abgebildet, und da ist denn auch die Lücke nur sehr wenig schmaler als Organ III. Gehen wir nun noch weiter zurück, so kommen wir sehr bald auf ein Stadium, wo Blatt III sogar kleiner ist als die Lücke. In den ersten Stadien der Entwickelung hätte daher sehr wohl ein, vielleicht sogar mehrere Organe Platz in der Lücke gehabt. Aber es ist in dieser eben nicht einmal eine Andeutung versuchter Organbildung, etwa die auf einem gewissen Entwickelungsstadium stehen gebliebene Anlage eines Blatthöckers vorhanden.

Die Berufung auf das Entwickelungsfeld hilft auch nicht, es kämen dann sofort wieder die oben auseinander gesetzten Schwierigkeiten in Frage.

Ganz das Gleiche gilt natürlich für den umgekehrten, von Leisering angeführten Fall, dass nämlich in Folge eines plötzlichen Auftretens von relativ viel grösseren Organen eine Verminderung der Gliederzahl im Wirtel eintreten soll. Ueberdies ist

in beiden Fällen zu bedenken, dass man, wie schon angeführt wurde, mit mindestens ebensoviel Recht behaupten kann, der Scheitel bilde plötzlich mehr resp. weniger Organe, und diese kämen dadurch in die Lage, kleiner resp. grösser zu werden.

Es bleibt also dabei, dass in gewissen Fällen „grosse Lücken sich da aufthun, wo man eigentlich das Hervortreten einer Blattanlage erwarten sollte, wo also das Blatt einfach ausfällt, ohne dass man mechanische oder sonst welche Gründe dafür verantwortlich machen könnte, und ohne dass die Lücke jemals durch irgend etwas ausgefüllt wurde“ (Winkler 901 I, p. 22). Und es bleibt auch bei den Schlussfolgerungen, die aus dieser Thatsache gegen die mechanische Theorie gezogen wurden. Diese, für die der unmittelbare, lückenlose Anschluss eingestandenermassen eine nothwendige Vorbedingung ist, ist eben unvereinbar mit solchen Lücken, und daran ändert sich auch nichts, wenn man die Lücken mit Schwendener (901, p. 563) „sterile Punkte oder Zonen“ nennt. Und wenn Schwendener solche für „wohl vereinbar“ mit seiner Theorie hält, so muss ich gestehen, dass es mir unverständlich ist, inwiefern Lücken dazu sollen beitragen können, den lückenlosen Anschluss herzustellen. —

Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass Weisse (902) glaubt, durch seine Beobachtungen über die Blattstellung an einigen Triebspitzengallen neue Beweise für die mechanische Theorie, insbesondere für die ausschlaggebende Wichtigkeit der relativen Grösse erbracht zu haben. Er fand nämlich, dass da, wo bei den Gallen eine andere Blattstellung vorhanden ist, als an normalen Zweigen, auch das relative Grössenverhältniss von Blattbasis und Stammdurchmesser sich geändert hat, während es constant bleibt da, wo keine andere Blattanordnung eingetreten ist. — So schätzenswerth nun diese Beobachtungen an sich sind, so ist doch in ihnen noch kein Beweis dafür zu sehen, dass die beobachteten Grössenänderungen Ursache der Stellungsänderungen seien. Ebensogut könnten natürlich die Stellungsänderungen als Primäres die Grössenänderungen zur nothwendigen Folge gehabt haben. Zudem handelt es sich hier um „Abnormitäten, die zu allgemein gültigen Schlüssen ja doch nicht führen können“ (Schwendener 901, p. 565); schon deshalb nicht, weil der Gallenreiz bekanntlich so zahlreiche und mannigfache Factoren zu beeinflussen und zu verändern vermag, die ebenfalls bei den Stellungsänderungen betheiligt sein könnten,

dass das Herausgreifen der veränderten Grössenverhältnisse als einziger Ursache zum mindesten willkürlich und jedenfalls nicht beweisend ist.

4. Der Druck.

Nach der mechanischen Theorie ist der Druck, den ältere Organe von aussen her auf den Scheitel ausüben sollen, insofern sehr wesentlich bei der Ortsbestimmung für die neu anzulegenden Organe betheiligt, als er dem Scheitel an den gedrückten Stellen die Organbildung unmöglich macht. „Als typisches Beispiel seien die Axillarknospen genannt, die in ihrer zwischen Achse und Tragblatt eingekeilten Stellung nach Schwendener's Auffassung einem Druck seitens dieser beiden Gebilde ausgesetzt sind" (Leisering 902, p. 453).

Dem gegenüber hatte ich zunächst bemerkt, dass die Existenz eines solchen Druckes noch gar nicht erwiesen sei. Erwiesen sei nur in manchen Fällen eine innige Berührung der jungen Organe, aber eine solche sei, worauf Vöchting nachdrücklich hingewiesen habe, noch kein Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck. Leisering ist freilich anderer Ansicht. Für ihn ist „mit dem Nachweis einer directen Berührung der Flächen zweier junger pflanzlicher Organe zugleich auch die Existenz eines Druckes derselben aufeinander erwiesen" (p. 454). Denn es handle sich um wachsende Organe, „sobald diese sich berühren, müssen sie sich auch in Folge ihres Bestrebens nach Ausdehnung an der ganzen Berührungsstelle drücken, und zwar mindestens entsprechend der Grösse ihres Turgors, das ist einfach eine physiologisch-physikalische Nothwendigkeit" (p. 454). Aber das wäre nur dann richtig, wenn nur die jungen Blattanlagen und nicht auch die Achse, die sie trägt, wüchsen. Da aber auch die Achse wächst, so wird der Druck der jungen Organe aufeinander, der allerdings bei Wachsthumsstillstand der Achse sehr bald eine beträchtliche Grösse erreichen müsste, je nach der Wachsthumsintensität der Tragachse erheblich vermindert oder ganz aufgehoben werden[1]).

Damit soll, wie schon im I. Theile dieser Untersuchungen hervorgehoben wurde (Winkler 901 I, p. 51, 901 II, p. 283), durchaus nicht etwa behauptet werden, dass das Vorhandensein solcher

1) Man vergl. auch die Bemerkungen Vöchting's (902, p. 111).

Druckkräfte schlechterdings abzuleugnen sei. Nur soll bestritten werden, dass sie die ihnen von der mechanischen Theorie zudictirte Rolle bei der Organbildung des Scheitels spielen. Denn wir kennen Fälle, in denen nachgewiesenermassen Druckwirkungen nicht als mitwirkend in Betracht kommen können und wo doch typische Stellungsverhältnisse zu Stande kommen.

Freilich bestreitet Leisering wenigstens zum Theil das Vorkommen solcher Fälle. Aber für *Polysiphonia* dürfte es durch die neuen Untersuchungen von Falkenberg (901) und Rosenvinge (902) und für die Achselknospen von *Linaria spuria* durch die Vöchting's (902) nun wohl endgiltig erwiesen sein, dass sich die Organbildung bei ihnen ohne jede Beeinflussung und Mitwirkung von Contact- und Druckfactoren vollzieht. Wie steht es nun mit den anderen Scheiteln?

Leisering meint (p. 460), „dass ein Druck von aussen seitens älterer Organe auf den Scheitel hindernd nur in gewissen Fällen, bei den Florideen, den Axillarknospen und bei Quirl-, seltener auch bei Spiralstellungen einwirkt oder einwirken kann, dass dagegen in vielen Fällen, nämlich immer dann, wenn die jungen Organe in mehr oder minder grossem Winkel von der Stengeloberfläche divergiren, der äussere Druck fehlt und statt dessen oft innere Spannungen, die sich in der Gestalt der Zellen äusserlich markiren, einen Einfluss ausüben“.

Ich freue mich, dieser Aeusserung Leisering's einmal rückhaltlos zustimmen zu können. Klipp und klar wird hier zugegeben, dass in manchen Fällen lediglich im Innern des Scheitels liegende Factoren von Einfluss auf die Blattstellung sind, dass die Druckverhältnisse nicht entscheiden. Gewiss wird Leisering darin mit Schwendener und mir einig sein, dass des ersteren Frage (899, p. 98): „Ist es nun wahrscheinlich, dass eine . . . Stellung das eine Mal durch augenfällige Contact- und Druckverhältnisse, ein anderes Mal durch unbekannte innere Kräfte herbeigeführt werde?“ —, mit Nein zu beantworten ist. Wenn er also hier in einigen Fällen zugiebt, dass Druckverhältnisse keine Rolle spielen, so muss er consequenter Weise auch mit mir der Ansicht sein, dass sie auch in anderen Fällen, wo sie scheinbar in Betracht kommen, nicht nöthig sind, dass vielmehr auch die Scheitel solcher Pflanzen, bei denen die älteren Blätter sich dem Vegetationspunkt eng anschmiegen, des Regulativs der Druckwirkungen nicht benöthigen, um ihre Organe am richtigen Orte anzulegen.

Darauf, wie sich Leisering (p. 457 ff.) diese „inneren Spannungen“ und ihre Wirkungsweise zurechtlegt, kann ich hier nicht eingehen. So einfach, wie er sich das vorstellt, dürfte indessen die Frage nicht zu erledigen sein. Jedenfalls ist die Annahme, dass die in der That zu beobachtende Streckung gewisser Zellen des Vegetationspunktes in tangentialer Richtung auf einen Druck in radialer Richtung deute, nicht zwingend. Mit demselben Rechte könnte man sie auf eine tangentiale Dehnung zurückführen, und in der That ist diese Annahme vor langer Zeit schon von N. J. C. Müller (867, p. 261) gemacht worden. Das sind aber vorerst Fragen von secundärer Wichtigkeit. Die Hauptsache ist, dass Leisering für einige Fälle wenigstens die Bedeutungslosigkeit von Druckverhältnissen für das Zustandekommen der Blattstellung zugiebt und das auch durch besondere Figuren verdeutlicht. Er reiht sich damit in diesem Punkte unter die Gegner der mechanischen Theorie ein, denn er giebt zu, dass normale Blattstellungen ohne äussere mechanische Beeinflussung, lediglich durch innere Ursachen zu Stande kommen können.

Es ist also nun für Florideen durch Falkenberg und Rosenvinge, für Achselknospen durch Vöchting und für Hauptsprosse durch mich und Leisering nachgewiesen, dass bei ihnen der Ort von Neubildungen am Scheitel durch innere Gründe bestimmt wird. Natürlich ist es höchst unwahrscheinlich, dass dieses Entbehrlichsein äusserer mechanischer Factoren nur für die wenigen untersuchten Objecte gilt. Man wird im Gegentheil mit Recht schliessen dürfen, dass auch bei anderen Pflanzen noch Druckwirkungen keine Rolle bei der Ortsbestimmung neu anzulegender Blätter spielen, dass aber jedenfalls ihre Rolle von der mechanischen Theorie ausserordentlich überschätzt worden ist. — Ich wiederhole nochmals, dass das Bestehen von gewissen Druckverhältnissen durchaus nicht in Abrede gestellt werden soll. Aber es wäre erst nachzuweisen, dass diese Druckverhältnisse, wo sie wirklich da sind, den Scheitel in seiner Organbildung zu beeinflussen im Stande sind. Dieser Nachweis aber, dass Druck bei der Herstellung der Blattstellung mitwirkend oder gar nöthig ist, dürfte schwierig zu erbringen sein, nachdem von mehreren Fällen das Gegentheil erwiesen ist. —

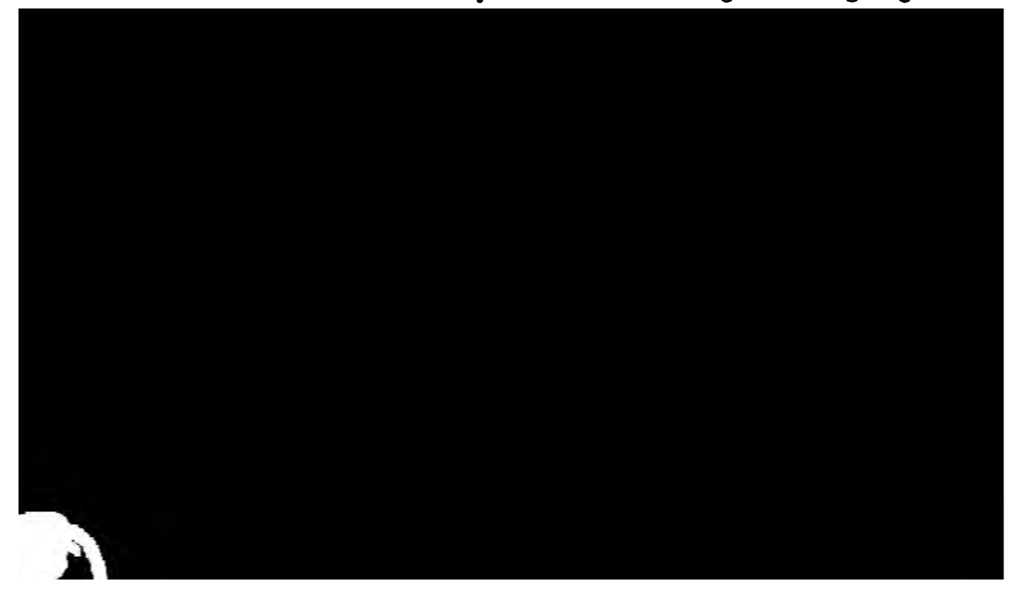
Zum Schlusse wäre noch zu erwähnen, dass Muth (902, p. 93) eine Beobachtung gemacht hat, die es nach seiner Ansicht wahrscheinlich machen soll, „dass bei dem Uebergang von der decussirten zur spiraligen Blattstellung Druckwirkungen, die

natürlich ihrerseits auch von dem Ernährungszustand der Pflanze abhängig sind, eine Rolle spielen". Er hat nämlich bei *Erythraea pulchella* die interessante Thatsache constatirt, dass die schwächlichsten Pflanzen fast durchgehends nur vierzählige Blüthen hervorbrachten, während die etwas kräftigeren Pflanzen normale fünfzählige Blüthen erzeugten. Dieser Befund lässt ihn vermuthen, „dass bei diesen Pflanzen ein gewisser, vom Ernährungszustand jedenfalls zum Theil abhängiger Druck der älteren Blätter auf die jüngeren beim Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung in Betracht kommt" (l. c., p. 94).

Aber diese Beobachtung sagt doch nur, dass die Zahl der Blüthenblätter in einer gewissen Abhängigkeit vom Ernährungszustande der Pflanze steht, wie ähnliches auch anderweit, z. B. von *Papaver* bekannt ist, von dem Warming (902, p. 397) angiebt, dass er bei guter Ernährung mehr Fruchtblätter bilde als bei schwacher. Einen Beweis oder auch nur einen Wahrscheinlichkeitsbeweis von der Mitwirkung von Druckkräften bei der Entscheidung von Zahl und Stellung der Blüthenblätter vermag ich darin nicht zu erkennen.

5. Die inneren Gründe.

Die Gegner der mechanischen Theorie haben hier und da ausgesprochen, dass nach ihrer Ansicht „innere Gründe" den Ort der Neubildungen am Scheitel bedingten. Ausführlicher über die Natur dieser inneren Gründe haben sie sich nirgends ausgesprochen; es war mehr oder weniger nur der „Ausdruck der Thatsache, dass . . die zur mechanischen Analyse der Blattstellungen herangezogenen



lations- und Vererbungsfactoren. Bei dem heutigen Stande unserer Einsicht in die Lebensvorgänge stossen wir bei der Analyse eines jeden Gestaltungsvorganges sehr bald auf einen Punkt, wo unsere Analyse vorderhand Halt machen und zu „inneren Gründen" ihre Zuflucht nehmen muss. Man kann dabei völlig davon überzeugt sein, dass sich auch diese inneren Gründe dereinst restlos in rein physikalisch-chemisches Geschehen werden auflösen lassen. Innere Gründe und ewige Ideen sind zweierlei Dinge, die gar nichts miteinander zu thun haben.

Schwendener aber scheint nicht daran gedacht zu haben, dass auch er ja auf innere Gründe zurückgreifen muss. Die Grösse der Anlagen ist nach ihm „durch unbekannte morphologische Gründe" (878, p. 128) bestimmt.

Wenn sich nun also einmal die Annahme innerer Gründe nicht umgehen lässt, dann scheint es mir weniger complicirt, sie direct bei der Ortsbestimmung als bei der Grössenbestimmung wirken zu lassen. Vorläufig wenigstens ist keine Thatsache bekannt, die zwingend zu der Annahme führte, dass der Scheitel ohne das Regulativ der Grössen- und Contactbeziehungen nicht im Stande sei, seine Organe in der für die Species charakteristischen Zahl und Stellung abzugliedern.

Wie schon früher bemerkt wurde, soll damit durchaus nicht geleugnet werden, dass auch äussere Factoren die Blattstellung beeinflussen können. Von Vöchting (894) ist das ja für das Licht nachgewiesen und von Weisse (894) für mechanischen Druck bei Adventivknospen wahrscheinlich gemacht worden. Auch die bekannten Versuche von Kny (898) mit *Corylus* gehören hierher. Wir werden im dritten Theile dieser Untersuchungen noch ausführlich auf diese Frage zu sprechen kommen, und schon im ersten Theile wurde es (p. 72) ausgesprochen, dass die Blattstellung ein ausserordentlich complicirter Vorgang ist, der sich unter Abhängigkeit von einer ganzen Reihe verschiedenartiger Factoren vollzieht, bei dem also weder die äusseren noch die inneren Gründe allein zu berücksichtigen, sondern erbliche Anlage, innere Correlation und äussere Einwirkung gleicher Weise als maassgebend anzusehen sind.

Wie man diese Auffassung nennen will, ist natürlich sehr nebensächlich. Wenn Schwendener dafür die Bezeichnung eines „idealistischen" Standpunktes für zutreffend hält, so kann ihm das niemand verwehren. Nur darf nicht übersehen werden, dass man zur Zeit von Braun, Schimper und den Morphologen ihrer Schule

mit demselben Ausdruck einen Standpunkt bezeichnete, von dem der unsrige durchaus verschieden ist. Und da Schwendener der Ansicht zu sein scheint, dass jeder, der sich seiner Theorie nicht anschliesst, damit sofort zur Braun-Schimper'schen Auffassung zurückkehre, so sei hier noch ausdrücklich bemerkt, was ja eigentlich selbstverständlich ist, dass unsere Auffassung vom Wesen der Blattstellung mit der Braun-Schimper'schen nicht identisch ist.

Wenn wir zum Schlusse unsere Untersuchungen nochmals überblicken, so kommen wir zu dem Ergebniss, dass die insbesondere von Leisering gegen unsere Kritik der mechanischen Theorie erhobenen Einwände sich als nicht stichhaltig erwiesen haben. Dagegen wurde durch neue Thatsachen und Ueberlegungen, die unsere früheren Untersuchungen theils bestätigten, theils erweiterten, von neuem dargethan, dass die mechanische Blattstellungstheorie auf unhaltbaren Voraussetzungen aufgebaut und nicht im Stande ist, für das Blattstellungsproblem eine einwandfreie Lösung zu geben. Im übrigen verweise ich nochmals auf den ersten Theil dieser Arbeit, in dem manches, was hier nur angedeutet werden oder worauf gar nicht eingegangen werden konnte, ausführlich und im Zusammenhange dargestellt ist.

Tübingen, Botanisches Institut, September 1902.

Literatur-Verzeichniss.

L. J. Čelakovský (902), Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora, Bd. 90, 1902, p. 433—465.

P. Falkenberg (901), Die Rhodomeleen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 26. Monographie. Leipzig 1901.

K. Goebel (882), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Ztg., Bd. 40, 1882, p. 353.

— — (901), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

A. C. Hof (898), Histolog. Studien an Vegetationspunkten. Botan. Centralbl., Bd. 76, 1898, p. 65.

L. Kny (898), Ein Versuch zur Blattstellungs-Lehre. Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 16, 1898, p. (60)—(64).

B. Leisering (902), Winkler's Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 421—476.

N. J. C. Müller (867), Das Wachsthum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussirter Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. V, 1867, p. 247—296.

Franz Muth (902), Untersuchungen über die Entwickelung der Inflorescenz und der Blüthen, sowie über die angewachsenen Achselsprosse von *Symphytum officinale*. Flora, Bd. 91, 1902, p. 56—114.

M. Raciborski (894), Die Morphologie der Nymphaeaceen und Cabombeen. Flora, Bd. 78, 1894, p. 244—279.

S. Schwendener (878), Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

— — (898), Gesammelte botan. Mittheil., Bd. I, Berlin 1898.

— — (900), Die Divergenzänderungen an den Blüthenköpfchen der Sonnenblumen im Verlaufe ihrer Entwickelung. Sitzungsber. d. preuss. Acad. d. Wiss., 1900, p. 1042.

— — (901), Zur Theorie der Blattstellungen. Ebda. 1901, p. 556.

Fr. Tobler (902), Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, 1902, p. 99—136.

H. Vöchting (894), Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 438—495.

— — (898), Ueber Blüthen-Anomalien. Ebda., Bd. XXXI, 1898, p. 391—511.

— — (902), Ueber den Sprossscheitel der *Linaria spuria*. Ebda., Bd. XXXVIII, 1902, p. 83—118.

E. Warming (902), Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 2. Aufl., bearbeitet v. Graebner, Berlin 1902.

A. Weisse (894), Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1894, p. 236.

— — (902), Ueber die Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen. Ebda. Bd. XXXVII, 1902, p. 594—642.

Hans Winkler (901 I), Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, I. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 1—79.

— — (901 II), Zur Theorie der Blattstellungen (Erwiderung an Schwendener). Botan. Ztg., Bd. 59, 1901, Abth. II, p. 280—284.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1. Reproduction von Leisering's Fig. 11, Taf. VII. *Linaria purpurea.* Scheitel mit viergliedr. Quirlen.

Fig. 2. Reproduction von Leisering's Fig. 17, Taf. VII. *Linaria purpurea.*

Fig. 3—10. Serie von Querschnitten durch einen Vegetationspunkt von *Linaria purpurea* mit viergliedrigen Quirlen. II Blätter des jüngsten, I des vorhergehenden Wirtels. Mikrotompräparat, Schnittdicke 10 μ. — Oc. 4, Obj. 4, vom Lithographen auf 1/2 verkleinert. Text p. 514.

Fig. 11—15. Serie von Querschnitten durch einen Vegetationspunkt von *Linaria purpurea* mit dreigliedrigen Quirlen. 1 erste Andeutungen eines neuen Wirtels. I Blätter des letztangelegten, II des nächstfolgenden Quirles. Mikrotompräparat, Schnittdicke 10 μ. — Oc. 4, Obj. 16. Text p. 515.

Fig. 16. Scheitel von *Victoria regia.* Die arabischen Ziffern bezeichnen die Blätter, die römischen die Blüthenanlagen. 16/1.

Fig. 17. Reproduction von Leisering's Fig. 37, Taf. VIII. *Linaria purpurea.* Uebergang von zweigliedrigen (II, II) zu viergliedrigen Quirlen (1, 2, 3, 4).

Fig. 18. Diagonaler Medianschnitt durch einen Scheitel von *Linaria purpurea* mit viergliedrigen Quirlen. *S* Scheitelkuppe; * * erste Andeutungen neuer Blätter. *A A* Ecken der Achse auf der Höhe des letztangelegten Wirtels. *q I* Blätter des zweitältesten Quirles, *B B* deren obere Ansatzstellen. — Mikrotompräparat, Schnittdicke 10 μ. Oc. 4, Obj. 4. Text p. 517.



Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken.

Von

Hans Fitting.

Mit 7 Textfiguren.

Einleitung.

Die Contactkrümmungen der Ranken gehören zu den tropistischen Erscheinungen, die in den vergangenen Jahrzehnten am wenigsten eingehend an der Hand einer exacten Methodik durchgearbeitet worden sind. Um einen Theil dieser Lücke auszufüllen, hatte deshalb in den Sommern 1899 und 1900 Walther Ockel im botanischen Laboratorium zu Leipzig über die Mechanik der Krümmungen, die nach einer kurz andauernden Contactreizung auftreten, Untersuchungen angestellt. Es war ihm vom Schicksal nicht vergönnt gewesen, sie zu Ende zu führen. In seinem Nachlass fand sich nur eine als Dissertation gedachte, aber noch keineswegs druckreife Zusammenstellung der Ergebnisse[1]) vor. Da die theoretischen Ausführungen sich grösstentheils als unhaltbar erwiesen und abgesehen von fünf wenig lehrreichen Tabellen alle thatsächlichen Belege darin fehlten, da sich ferner auch die Versuchsprotokolle nicht auffinden liessen, so konnte an eine Umarbeitung und Veröffentlichung der erwähnten Arbeit nicht gedacht werden. Auf Anregung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer,

1) Dies sind folgende: 1. Der Contactreiz bewirkt auf der convexen sowohl wie auf der concaven Seite, auch an deren Peripherie, ein transitorisch absolut beschleunigtes, aber in den beiden Hälften verschieden starkes Wachsthum; 2. Gleichzeitiger Contact auf entgegengesetzten Seiten ruft bei den allseits empfindlichen Ranken von *Cissus* eine allseitig gleich starke Wachsthumsbeschleunigung hervor; 3. Selbst bei Anwendung von Salzlösungen hoher Concentration tritt in abgeschnittenen Ranken Plasmolyse erst nach mehreren Stunden ein; 4. Abtödtung durch heisses Wasser ändert den Grad einer kurz zuvor begonnenen Reizkrümmung nicht. — Wie aus dem folgenden ersichtlich, konnte ich die Richtigkeit dieser Sätze nur theilweise bestätigen.

dem ich auch an dieser Stelle für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes und für die vielfache Antheilnahme an meinen Arbeiten meinen tiefgefühltesten Dank aussprechen möchte, unternahm ich deshalb im Winter 1901/1902 und im Sommer 1902 eine Neubearbeitung dieser Fragen in weiterem Umfange. Ein solcher wurde durch die fortschreitenden Untersuchungen zum Theil von selbst gegeben. So wünschenswerth es erschienen wäre, auch die haptotropen Krümmungen der Blattstielkletterer, von *Phycomyces* und manchen Wurzeln in den Kreis derselben zu ziehen, so musste darauf doch in Anbetracht der grossen Fülle von Fragen vorläufig verzichtet werden, die sich an den eigentlichen Ranken aufdrängten. Aus demselben Grunde habe ich mich auch in dem Abschnitte, der den Einfluss der Stütze auf die Ranken bei dauerndem Contact behandelt, znnächst auf die Darstellung des Wesentlichsten beschränkt. Einer späteren Arbeit muss es überlassen bleiben, über diese und andere im folgenden nicht berührten Fragen zu berichten.

Eine vorläufige Mittheilung über die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner Untersuchungen habe ich in den Berichten d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1902 (I) gegeben. Seitdem ist noch mancherlei Neues an Thatsachen hinzugekommen.

Abschnitt I.

Das Wachsthum ungereizter Ranken.

Zum Verständniss meiner weiterhin mitgetheilten Untersuchungen ist ein Einblick in das Wachsthum der ungereizten Ranken erforderlich. Da hierüber ausser einigen wenigen Angaben von Mac Dougal für *Passiflora coerulea* (III, p. 380) bis jetzt keinerlei Beobachtungen vorliegen, so habe ich eine Anzahl orientirender Messungen vorgenommen, über die im folgenden berichtet werden soll.

Zunächst sei aber, in aller Kürze wenigstens, auf das allgemeine Verhalten der Ranken während ihrer Entwickelung hingewiesen. Wenn die Ranken aus der Knospe hervortreten, in der sie entweder in flachem Bogen gekrümmt oder in eine Spirale mit der späteren „empfindlichen“ Unterseite als Convexseite eingerollt sind (vergl. für die Cucurbitaceen z. B. Duchartre I), so beginnen sie bei günstigen Aussenbedingungen sehr lebhaft zu wachsen, sodass sie in wenigen Tagen annähernd ihre endgültige Länge erreichen. Bald nach Beginn dieses Wachsthums stellen sich auch, allmählich

an Schnelligkeit zunehmend, die kreisförmigen Nutationen ein, die namentlich von Darwin (I), O. Müller (I), Penhallow (I) und Wortmann (II) eingehend untersucht worden sind.

Während dieser ganzen Zeit sind die Ranken mehr oder weniger vertical oder schräg nach aufwärts gerichtet, mit der Sprossachse einen spitzen Winkel bildend. Nach einiger Zeit, ein bis mehreren Tagen, nimmt die Schnelligkeit der Nutationen allmählich ab, die Ranken biegen sich an der Basis schräg nach abwärts, bis sie schliesslich etwa einen Winkel von 45° mit der Horizontalen einnehmen. Hierauf beginnen sie sich mehr oder weniger schnell in eine enge Spirale oder besser Schraube aufzurollen, wobei die Oberseite ausnahmslos zur convexen Seite wird. Dieser Vorgang findet mit zahlreichen Abweichungen statt. Regel ist es aber, dass die ersten, zunächst weiten, dann immer enger und enger werdenden Windungen in der unteren Hälfte oder der Mitte des Rankenkörpers gebildet werden, worauf erst die obere Hälfte sich, von diesen ausgehend, nach der Spitze hin ebenfalls einrollt. Nur ein ganz kurzes Spitzenstückchen ist oft schon beim Auftreten der ersten basal gelegenen Windungen eingekrümmt. Dass die Einrollung meist in dieser Weise verläuft, wurde schon von Darwin (I, p. 124) für eine *Passiflora*, De Vries (III, p. 77) für *Sicyos* und Wortmann (II, p. 53) beobachtet. Die Angaben in vielen Lehrbüchern, die wohl auf die Mohl's (I, p. 52) und Darwin's (I, p. 126) zurückzuführen sind, wonach sie von der Spitze her beginnt, sind also zu berichtigen. Eine solche nahe der Basis anfangende Einrollung findet auch bei den vielfach verzweigten Ranken von *Cobaea* und *Eccremocarpus*, die die Verlängerung der Blattspindel bilden, statt; an ihr betheiligen sich auch die seiten- und endständigen Seitenzweiglein mehr oder weniger vollständig. Sie unterbleibt dagegen u. a. bei *Cissus discolor* (schon von Darwin I, p. 110 angegeben) und bei *Actinostemma paniculatum*, einer interessanten Cucurbitacee, in der Regel ganz.

Für die Wachsthumsmessungen wurden die Ranken in jugendlichem Zustand durch Tuschepünktchen in Zonen von annähernd 5 mm Länge getheilt und deren Länge nach Ablauf von je 24 Stunden mittelst eines Zirkels mit genügender Genauigkeit gemessen. Für die älteren Stadien wendete ich die in Abschnitt III beschriebene mikroskopische Methode an. In den weiterhin mitgetheilten Tabellen ist der Zuwachs lediglich in Procenten angegeben. Die Zonen sind von der Basis nach der Spitze der Ranken zu numerirt.

Tabelle 1.

Passiflora coerulea, drei Ranken verschiedenen Alters (A, B, C) von derselben Pflanze. Zuwachs der einzelnen Zonen in % für 24 Stunden.

A. Länge zu Beginn der Messung 54,8 mm, am Ende 179,5 mm,
B. " " " " " 19 " " " 132 "
C. " " " " " 6,5 " " " 48 "

A.

Tage		I	II	III	IV	V	VI	VII	Spitze VIII	Ganze Ranke
13—24°	1.	92	87	80	100	82	67	36	14	75
13—16°	2.	40	49	56	49	39	24	20	12	40
12—16°	3.	29	30	33	24	19	16	22	11	25
12—16°	4.	4,5	12	12,5	9	2	3	0	0	7
11—16°	5.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B.

Tage	I	II	III	Spitze IV	Ganze Ranke
1	80	80	78	56	74
2	44	44	44	21	39
3	58	50	35	23	43
4	56	74	55	19	55
5	34	32	23	20	29

C.

Tage	I	Spitze II	Ganze Ranke
1	127 ?	57	89
2	47	54	50
3	40	30	35
4	57	36	48
5	32	27	30

Tabelle 2.

Passiflora coerulea. Kräftige Ranke; Länge zu Beginn des Versuches 78 mm, am Ende 150,4 mm. Zuwachs in % für 24 Stunden.

Tage		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI*)	XII*)	XIII	XIV	XV	Spitze XVI	Ganze Ranke
11—21°	1.	42	50	40	44	52	40	50	50	30	30	30	16	16	26	26	20	36
11—16°	2.	23	33	36	46	38	43	33	27	27	27	27	21	21	11	11	16	28
10—18°	3.	14	15	16	22	22	5	5	10	8	8	8	8	0	0	0	0	10
10—16°	4.	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5
11—18°	5.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

*) Am 6. Tage wurde innerhalb der Zonen XI und XII mit einem Holzstäbchen leicht unterseits gereizt. Nach kurzer Zeit trat eine energische Krümmung ein, deren Radius schliesslich etwa 6—7 mm betrug!

Tabelle 3.

Pilogyne suavis. Zwei Ranken verschiedenen Alters (A, B) von derselben Pflanze.
A. Länge zu Beginn der Messung 42 mm, am Ende 91 mm,
B. " " " " " 16,5 " " " 94,5 "

A.

Tage		I	II	III	IV	V	VI	VII	Spitze VIII	Ganze Ranke
9—16°	1.	67	77	67	55	40	33	42	28	54
9—25°	2.	55	35	25	18	21	19	20	22	29
9—15°	3.	16	10	8	10	12	10	8	9	10
9—18°	4.	0	0	0	0	0	0	0	0	0

B.

Tage		I	II	III	IV	Spitze V	Ganze Ranke
9—16°	1.	37,5	43	43	30	20	39
9—25°	2.	100	100	100	78	17	85
9—21°	3.	91	80	60	31	29	65
9—15°	4.	38	25	22	28	11	28
8—18°	5.	3,5	1	0,5	0	0	6
9—20°	6.	0	0	0	0	0	0

Aehnliche Beobachtungen mit gleichem Ergebniss stellte ich auch bei *Bryonia dioica* und *Cucurbita Pepo* an.

Aus den vorstehenden Tabellen ist folgendes zu entnehmen:

1. Die Ranken wachsen, nachdem sie aus der Knospe hervorgetreten sind, lediglich intercalar[1]).

2. Das Wachsthum ist am intensivsten in der unteren Rankenhälfte. Je älter die Ranken werden, umso mehr prägt sich der Unterschied zwischen den beiden Rankenhälften aus[1]).

3. Es nimmt in allen Zonen allmählich ab, wird verschwindend klein zuerst in denen, die der Spitze am nächsten gelegen und gegen Contact reactionsfähig sind, zuletzt in denen an der Basis.

Ist dieser Zustand erreicht, so bleibt die Länge der Ranke, die noch immer schräg nach aufwärts gerichtet ist, für ein bis mehrere Tage unverändert. Sie verändert sich auch weiterhin nicht mehr sichtbarlich, wenn die Ranke sich nach abwärts biegt. Die Methode der Ablesung mit dem Maassstab ist nicht hinreichend

1) Meine Beobachtungen stimmen mit den erwähnten Mac Dougal's im wesentlichen überein.

genau, um die Frage entscheiden zu können, ob das Wachsthum in dieser Zeit wirklich völlig erloschen ist. Mikroskopische Messungen lehren aber, dass das nicht der Fall ist, doch erreicht der Zuwachs in der vorderen Hälfte der Ranke in 24 Stunden nur geringe Werthe, bei *Passiflora* etwa 0,5—2%.

Auch die verzweigten Ranken von *Eccremocarpus*, *Cobaea*, *Cissus* und *Actinostemma* wachsen, wie der Augenschein schon lehrt, intercalar, doch habe ich die Wachsthumsvertheilung nicht näher untersucht.

Ueber das Wachsthum während der Einrollung im Alter hat nur De Vries (I, p. 315) Messungen angestellt. Er fand, dass die convex werdende Oberseite sich stark verlängert, die concave sich dagegen etwas verkürzt. Doch sind die Werthe für diese Seite von ihm nicht beobachtet, sondern nur berechnet. Die Einrollung beruht also jedenfalls auf einem Wachsthum, und zwar der convexen Seite. Ist diese Ansicht richtig, so ist nach den von mir bereits mitgetheilten Messungen von vornherein anzunehmen, dass es während der Einrollung auf der convexen oder Oberseite absolut beschleunigt wird, da jene sich unter günstigen Bedingungen in verhältnissmässig kurzer Zeit vollzieht. Mikroskopische Messungen haben diese Vermuthung durchaus bestätigt, wie aus der folgenden Tabelle hervorgeht.

Tabelle 4.

Passiflora coerulea. Drei Markenpaare auf der Oberseite: I in der Mitte der unteren Hälfte, II in der Mitte der Ranke, III in der Mitte der oberen Hälfte. Zuwachs in % für 24 Stunden. Temp. von 10° Nachts bis 23° Tags.

Markenpaar	Tage									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	0,8	1,3	2,5	0,45	0,45	0,45	0,45	0,9	0,8	0,85
II	0,4	1,2	1,5	3 *	3	2,5	2,3	1,7	1,8	4,4 †
III	0,4	1,8	0,6	0,7	0,6	1,7	1,8	5,7 *	5,8	0 †

* Beginn der Krümmung. † Krümmung sehr bedeutend.

Die Tabelle zeigt: 1. das geringe Wachsthum der Ranken vor der Einrollung; 2. die mit derselben beginnende Wachsthumsbeschleunigung; und 3. das Fortschreiten der Einrollung spitzenwärts.

Aehnliches beobachtete ich auch bei *Bryonia dioica.* Auch konnte ich durch mikroskopische Messungen bei *Passiflora coerulea*

die Angabe von De Vries bestätigen, dass während der Einrollung die concav werdende Unterseite eine geringe Verkürzung erfährt.

Man kann also an den Ranken zwei durch eine Zeit geringen Zuwachses getrennte Wachsthumsphasen unterscheiden, deren erste die Streckung der Ranke bewirkt, wobei das Wachsthum auf allen Seiten gleich stark ist, und deren zweite die Einrollung hervorruft durch ein absolut beschleunigtes Wachsthum der Rankenoberseite und, wie es scheint, auch der Mittelzone.

Abschnitt II.

Die Vertheilung der Empfindlichkeit und der Reactionsfähigkeit gegen Contact am Rankenkörper.

Nach Beginn meiner Versuche über die Krümmungsmechanik der Ranken stellte sich bald die Nothwendigkeit heraus, die Vertheilung der Empfindlichkeit und des Reactionsvermögens der Ranken gegen Contact einer näheren Untersuchung zu unterziehen, da unsere heutigen Kenntnisse darüber in vieler Hinsicht noch mangelhaft sind. Ganz allgemein ist die Ansicht verbreitet, dass es allseits und einseits empfindliche Ranken giebt, von denen jene befähigt sind, sich nach allen, diese dagegen nur nach einer Seite haptotropisch zu krümmen.

Mit einigen Worten wenigstens möchte ich zunächst auf die grundlegenden Arbeiten hinweisen, an der Hand deren sich unsere heutigen Anschauungen entwickelt haben.

Die ersten sorgfältigen und planmässig ausgeführten Versuche verdanken wir Mohl (I, p. 63 ff.). Er zeigte, dass sowohl die Unterseite wie auch die Flanken sämmtlicher untersuchter Ranken befähigt sind, sich haptotropisch zu krümmen, also auch Contactempfindlichkeit besitzen, nicht dagegen die Oberseite. Darwin (I) lehrte dann später Ranken kennen, die nach allen Seiten mit gleicher Intensität Contactkrümmungen ausführen, und schloss daraus auf deren allseitig gleich grosse Empfindlichkeit, so bei *Eccremocarpus scaber* (p. 80), *Cobaea scandens* (p. 83), den Blattranken von *Dicentra thalictrifolia* (p. 96), sowie bei *Cissus discolor* (p. 110). Diese Ranken stellte er als „allseits empfindliche“ den „einseits empfindlichen“ der Passifloren (p. 117 ff.) und Cucur-

bitaceen (p. 98 ff.) gegenüber, bei denen nach ihm allein die Unterseite reizbar ist.

Darwin untersuchte auch zuerst den Einfluss der Reizung antagonistischer Seiten auf den Ablauf der Reaction. Seine Ergebnisse fasste er bei *Cissus* in folgende Worte zusammen (p. 110 ff.): „Wenn ein Zweig zu derselben Zeit mit gleicher Kraft auf entgegengesetzten Seiten berührt wird, so werden beide Seiten gleichmässig gereizt und es tritt keine Bewegung ein. Ehe ich diese Pflanze untersuchte, hatte ich nur Ranken beobachtet, welche allein an einer Seite empfindlich sind und diese wurden, wenn sie leicht zwischen Zeigefinger und Daumen gedrückt wurden, gekrümmt."

Hatten sich die bisher genannten Autoren eigentlich nur mit den äusseren Erscheinungen der Reizreaction beschäftigt, so verdanken wir Pfeffer (I) eine grundlegende Untersuchung über das Wesen der Contactempfindlichkeit. Er gelangte zu folgenden Ergebnissen (p. 499): „Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke discrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoss oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden." In Folge dessen vermögen feuchte Gelatine und Quecksilber selbst bei stärkstem Anprall nicht zu reizen, ebensowenig Wasser und flüssiges Oel. Bezüglich der Vertheilung der Empfindlichkeit stellte er sich (p. 485) ganz auf den von Darwin vertretenen Standpunkt, ebenso auch kurze Zeit darauf O. Müller (I) für die Cucurbitaceen.

Schliesslich ist hier noch auf eine Arbeit von Correns (I) hinzuweisen. Es ist darin (p. 18) „der Nachweis geliefert worden, dass die Ranken auf eine genügend starke und genügend rasche Temperatursteigerung in jeder Hinsicht wie auf einen Contactreiz antworten, für eine ähnliche Temperaturabnahme und für chemische Reize ist dasselbe gezeigt worden, wenigstens in den wesentlichen Punkten". „Die Ebene, in der sich die Ranke einkrümmt, wird einzig durch ihre physiologische Structur bestimmt, die allein oder vorzüglich reizbare Flanke wird concav."

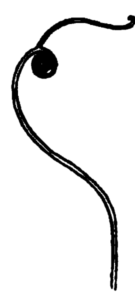
Ich komme nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen. Ueber die Methodik möchte ich hier nur erwähnen, dass ich die Reizung fast stets durch ein- bis mehrmaliges Reiben in einer Richtung, oder durch Hin- und Herreiben mit einem Stäbchen aus weichem

(Fichten- oder Kiefern-) Holz ausführte, das mit einer scharfen, möglichst gleichmässigen Schneide versehen war. An Stelle dieses Stäbchens trat gelegentlich auch ein feiner Pinsel aus bestem Dachshaar. Es erschien mir wünschenswerth, verschiedene Reactionszustände der Ranken möglichst naturgetreu in Zeichnungen zu fixiren. In Anbetracht der ausserordentlich grossen Empfindlichkeit bewährte sich nur ein Verfahren, das die Krümmungen mit vollständigster Naturwahrheit wiedergab: Die Ranken wurden abgeschnitten und schnell in einen Copirrahmen auf lichtempfindliches Papier aufgepresst. Am besten eignete sich für diesen Zweck das sogenannte Monopol-Afpipapier, das durch ausserordentlich grosse Lichtempfindlichkeit ausgezeichnet ist[1]). Die dieser Arbeit beigegebenen Figuren sind nach den so erhaltenen Silhouetten gezeichnet worden.

A. Reizung nur einer Seite.

Ich möchte nun zunächst die Reactionserfolge besprechen, die eintreten, wenn nur eine Seite der Ranken durch Contact gereizt wird.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse für die sogenannten „allseits empfindlichen" Ranken: Welche Seite auch an ihnen gereizt werden mag, es tritt stets eine mehr oder weniger starke Krümmung nach der gereizten Stelle hin ein, die bei gleicher Stärke der Reizung allseits nahezu gleich ausfällt. Das gilt sowohl für die Zweiglein der reich verzweigten Ranken von *Cobaea scandens* und *Eccremocarpus scaber* wie auch für den Hauptstamm und die beiden Gabelarme der Ranken von *Cissus discolor*, schliesslich auch für den Hauptzweig der Ranke von *Actinostemma paniculatum*, wohingegen deren beide Gabelarme nur bei Reizung der Unterseite eine starke, bei Reizung der Oberseite aber nur eine sehr geringe Einkrümmung erfahren (Fig. 1).



Figur 1.
Ranke von *Actinostemma paniculatum*. Hauptstamm unten auf der linken Seite, oben auf der rechten je 20 mal gerieben, ebenso oft die Unterseite d. rechten u. die Oberseite des linken Gabelastes.

1) Um scharfe Bilder zu erhalten, genügt es, dieses Papier 5—10 Secunden nahe unter eine elektrische Glühbirne im Dunkelzimmer zu halten, wodurch man von den wechselnden Lichtverhältnissen des Tages unabhängig in kurzer Zeit zahlreiche Abdrücke herzustellen in den Stand gesetzt ist.

Bei den beiden zuletzt genannten Arten ist die Reaction am grössten an den Rankenhauptstämmen unterhalb der Verzweigungsstelle und an den Gabelästen, bei *Cobaea* und *Eccremocarpus* aber an den letzten und vorletzten Endzweigen des Verzweigungssystems. Auch die ungetheilten Ranken von *Lathyrus Aphaca* reagiren an allen Seiten auf Contactreiz annähernd gleich gut.

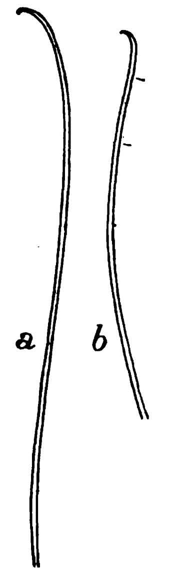
Bei den „einseits empfindlichen" Ranken hat dagegen eine Reizung der verschiedenen Seiten einen sehr verschiedenen Erfolg. Diese Ranken sind meist unverzweigt, fadenförmig (*Passiflora*, viele Cucurbitaceen) oder sitzen als fadenförmige Zweige zu mehreren auf einem Rankenträger, der selbst bei Contactreizung nicht reactionsfähig ist, wie bei vielen Cucurbitaceen. Sie sind sämmtlich an der Spitze in ungereiztem Zustand schwach nach der sogen. Unterseite etwas hakenförmig eingekrümmt. Bei Reizung dieser gesammten Unterseite durch ein- bis zweimaliges Reiben mit einem Stäbchen tritt die längst bekannte, regelmässige und in einer Ebene aufgerollte spiralige Krümmung ein, die, in der oberen Hälfte der Ranke beginnend, sich mit abnehmendem Radius bis zur Spitze erstreckt. Reizt man nur ein kleineres Stück dieser Seite, so erfolgt nur eine locale Einkrümmung, die sich von der gereizten Stelle nach beiden Seiten einige Millimeter (2—5 mm) auf benachbarte, nicht gereizte Partien ausdehnt, wie schon von De Vries (I, p. 305 ff.) angegeben wurde.

Ueber die Dauer dieser Reactionsfähigkeit finden sich in der Literatur recht viele ungenaue Angaben. Sie hört nicht auf, wenn die Ranke „ausgewachsen" ist und sich spiralig einzurollen beginnt, wie z. B. Darwin (I, p. 123), De Vries (I, p. 503), Pfeffer (V, p. 214) und Schenk (I, p. 141) angeben, sie bleibt auch noch erhalten, wenn die Ranke sich schon theilweise eingerollt hat, ja selbst in solchen Windungen ist sie noch keineswegs erloschen, wie schon von De Vries (III, p. 77), Wortmann (II, p. 53) und Correns (I, p. 5) betont wurde.

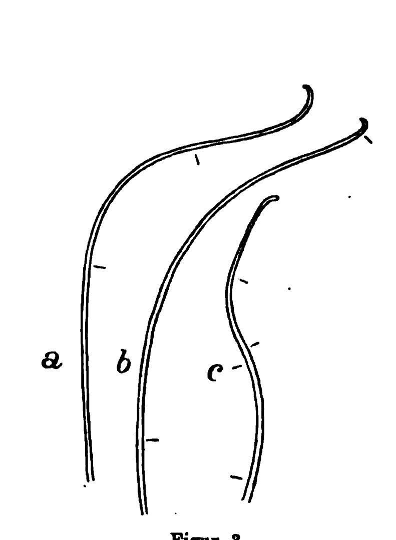
Reizt man die Oberseite aller dieser Ranken durch ein- bis zweimaliges Reiben mit dem Stäbchen, so bleibt stets jede Reaction aus. Bei stärkerer Reizung dagegen ergeben sich mancherlei Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten. Bei den Cucurbitaceen ruft in den meisten Fällen selbst ein hundertmaliges Hin- und Herreiben keine Reaction hervor (Fig. 2); manchmal tritt aber auch, besonders bei noch lebhaft wachsenden Ranken, eine leichte Krümmung nach dieser Seite hin ein, so besonders bei *Sicyos*

angulatus. Eine solche ist bei starker Reizung Regel für die Passifloren (Fig. 3*a* u. *b*), wie schon Leclerc du Sablon (I, p. 16) beobachtete. Jedoch sind die individuellen Verschiedenheiten recht gross: neben denen, die eine recht bemerkbare Krümmung ausführen (Fig. 3*a*), findet man stets auch solche, bei denen sie kaum wahrnehmbar ist.

Reizung der Flanken veranlasst bei sämmtlichen Arten sehr oft eine kräftige Reaction genau nach der gereizten Stelle hin, also eine reine Seitenkrümmung. Reizt man demnach an zwei



Figur 2.
Zwei Ranken von *Pilogyne suavis*. Beide auf der Oberseite hin- und hergerieben, *a* 100 mal, *b* zwischen den Marken 50 mal.



Figur 3.
Passiflora coerulea. *a* Ranke auf der Oberseite zwischen den Marken 50 mal, *b* desgl. 15 mal hin- und hergerieben. *c* Ranke auf den Flanken durch 4 maliges Hin- und Herreiben gereizt: unten links, oben rechts. Die hakenförmige Spitze hat sich beim Einpressen in den Copirrahmen nach der rechten Flanke umgebogen.

verschiedenen Stellen beide Flanken, so erhält man eine S-förmige Krümmung (Fig. 3*c*). Die Reactionsfähigkeit an den Flanken ist aber stets geringer als an der Unterseite. Vielfach tritt auch eine Krümmung ein, die z. Th. nach der Unterseite gerichtet ist, doch dürfte es nicht leicht sein zu entscheiden, wie weit in diesen Fällen die Unterseite einen gewissen Impuls erhalten hat, was ich vermuthe. — Meine Beobachtungen bestätigen also die Angaben Mohl's. Darwin und Pfeffer hatten nur das Reactionsvermögen nach der Unterseite verfolgt.

Eine ansehnliche Krümmung nach der gereizten Stelle tritt auch ein, wenn man die zwischen Unterseite und Flanken gelegenen Theile reizt, sie wird schwächer und schwächer, je mehr man sich von der Flanke der Oberseite nähert. Die dieser direct benachbarten Zonen ergeben bei den Cucurbitaceen entweder wie die Oberseite gar keine oder doch nur eine sehr geringe Krümmung[1]).

Sämmtlichen Krümmungen aber, mögen sie nun durch Reizung der Flanken, der Unter- oder Oberseite zu Stande kommen, ist es gemeinsam, dass zur concaven Seite stets die Contactstelle wird, zur convexen dagegen die ihr opponirte Seite. Das gilt also auch für die Flanken der „einseits empfindlichen" Ranken, obwohl doch die Reactionstüchtigkeit nach der Unterseite hin sehr viel grösser ist.

Aus dem Mitgetheilten geht also offensichtlich hervor, dass manche Ranken gleich gut reactionsfähig sind gegen Contactreiz auf allen Seiten, andere dagegen die stärkste Reaction ergeben bei Reizung der Unterseite, während eine solche auf der Oberseite selbst bei starker Reizung entweder völlig oder fast völlig ausbleibt. Im Folgenden wird gezeigt werden, dass es nicht richtig ist, wie es z. B. von Darwin geschehen, aus der Stärke der Reaction auf die Grösse der Empfindlichkeit zu schliessen. Man thut sonach wohl am besten, zu unterscheiden:

a) allseits gleich reagirende Ranken (z. B. *Cobaea, Cissus, Eccremocarpus*, z. Th. auch *Actinostemma*),

b) nicht allseits gleich reagirende Ranken (*Passiflora*, Cucurbitaceen).

Zwischen beiden Gruppen giebt es Uebergänge. —

Eine jede Krümmung, die durch einen vorübergehenden Contactreiz veranlasst wird, mag sie nun gross oder gering sein, bleibt, worauf zuerst Asa Gray (I) hingewiesen hat, nicht bestehen: Einige Zeit, nachdem sie den kleinsten Krümmungsradius angenommen hat, beginnt sie, sich wieder auszugleichen. Der Zeitraum, der zwischen dem Ende der Einkrümmung und dem Beginn der Geradestreckung liegt, ist je nach den Species verschieden, ausserdem auch von der Temperatur und von dem Alter der Ranken abhängig. Junge Ranken strecken sich meist eher gerade als alte. Bei *Passiflora gracilis, Sicyos angulatus* und *Pilogyne suavis* ver- s[illegible]n bei günstigen Aussenbedingungen meist etwa 10 – 15 Min.,

[illegible] Hier sind also „Ober"- und „Unterseite" als die Schnittlinien der Medianebene [illegible] Rankenperipherie zu betrachten.

bis die Rückkrümmung beginnt, bei *Passiflora coerulea*, *Bryonia dioica*, *Cobaea* und *Actinostemma* 15—45 Min.; bei *Lathyrus Aphaca* pflegen Stunden zu vergehen, ehe sich der Radius vergrössert. Die Schnelligkeit, mit der diese rückgängige Bewegung abläuft, ist ebenfalls abhängig von der Temperatur und dem Alter der Ranken; sie ist aber stets sehr viel kleiner als die, mit der die Krümmung erfolgt. Eine Vergrösserung des Radius tritt auch noch an ganz alten Ranken ein, die schon mit der Alterseinrollung begonnen haben.

Ranken, an denen sich die Krümmungen sehr schnell ausgleichen, machen häufig nach völliger Geradestreckung noch eine gewisse Krümmung nach der zuerst convexen Seite hin, die dann ihrerseits nach einiger Zeit wieder ausgeglichen wird. Diese um die alte Gleichgewichtslage oscillirenden Bewegungen dürften mit den Oscillationen zu vergleichen sein, die Baranetzky (I) neuerdings bei der Ausgleichung geotropischer und heliotropischer Krümmungen beschrieben hat.

Während der ganzen Dauer der Geradestreckung ist jede Ranke gegen neuen Contact empfindlich und reactionsfähig; ja selbst im Höhepunkt der Krümmung ruft ein neuer Reiz eine weitere Verkleinerung des Radius hervor.

B. Reizung mehrerer Seiten.

1. Allseits reagirende Ranken.

Die kurze Angabe Darwin's, dass bei *Cissus discolor* durch gleich starke Reizung antagonistischer Seiten keine Reaction hervorgerufen wird, kann ich für alle untersuchten, allseits reagirenden Ranken sowohl von *Cissus*, wie auch von *Cobaea*, *Actinostemma* und *Lathyrus Aphaca* bestätigen. Für den Erfolg ist es völlig gleichgültig, ob die Reizung auf beiden Seiten gleichzeitig oder ob sie zuerst auf der einen, sodann, gleich darauf, auf der anderen Seite erfolgt. Ist sie auf der einen etwas stärker ausgefallen, so tritt eine gewisse Krümmung ein, in dem Maasse, wie eben der Contact auf der einen Seite grösser war. Nach meinen Beobachtungen ist es denkbar, dass das Weber'sche Gesetz dabei gültig ist; jedoch gelang es mir nicht, dies exact zu erweisen. Zu einer Reaction führt also nur eine gewisse Differenz in der Intensität des Contactes, womit natürlich in das Wesen der Sache noch kein Einblick gewonnen ist.

Reizt man nur die eine Seite und erst nach Beginn der Reaction die convex werdende Gegenseite, so schreitet die Krümmung

zunächst noch etwas weiter fort, wird aber an den oberseits gereizten Stellen nicht so gross wie ohne diese Reizung. Durch sie wird also der Krümmungsvorgang gehemmt, am stärksten natürlich, nach dem oben Gesagten, dann, wenn sie mindestens so stark ist, wie der erste Contact. Ist sie stärker, so kann sogar eine Krümmung nach der Gegenseite hin eintreten.

Reizt man die convexe Seite einer Ranke, die schon im Begriff ist, eine zuvor ausgeführte Krümmung wieder auszugleichen, so wird die Geradestreckung beschleunigt, eventuell sogar eine Reaction nach der Gegenseite erzielt. Eine solche Beschleunigung ist auch dann schon wahrzunehmen, wenn der zweite Contact wesentlich geringer ist als der erste, der die Krümmung bewirkt.

Durch gleich starken Contact auf antagonistischen Seiten wird auch die Reaction, die auf eine Reizung einer rechtwinklig zu beiden gelegenen Seite erfolgt, entweder ganz oder fast ganz gehemmt, vorausgesetzt nur, dass die Intensität dieses Contactes hinter der jener Contacte zurücksteht. Ist sie aber grösser, so tritt eine Reaction ein, die aber kleiner ist als ohne Reizung der antagonistischen Seiten. Auch hier scheint nach meinen Beobachtungen das Weber'sche Gesetz Gültigkeit zu besitzen. Wie die Ausgleichung einer Krümmung durch gleichzeitige Reizung zweier senkrecht zur Krümmungsebene orientirter Seiten beeinflusst wird, habe ich bisher nicht untersucht.

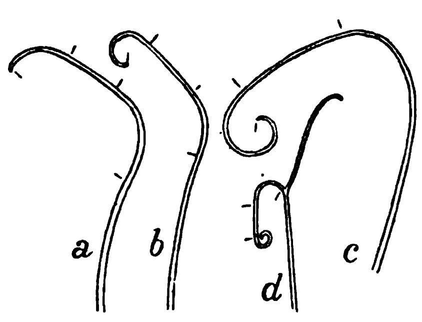
2. Nicht allseits reagirende Ranken.

Sie verhalten sich bezüglich der beiden in gleicher Weise reactionstüchtigen Flanken ganz ähnlich wie die allseits gleich reagirenden Ranken. Werden beide gereizt und sodann die Unterseite ebenso stark, so unterbleibt auch gänzlich die Krümmung nach dieser hin, obwohl doch die Reactionsfähigkeit der Ranke an ihr weit grösser ist als an den Flanken. Bei stärkerer Reizung der Unterseite dagegen tritt eine Bewegung, wenn auch in abgeschwächtem Maasse ein. Ebenso wie Reizung beider Flanken die Krümmung nach der Unterseite hin hemmt, so scheint auch schon Reizung einer Flanke zu wirken, doch habe ich das aus naheliegenden Gründen nicht weiter verfolgt.

Im übrigen lag es nahe, für die nicht allseits reagirenden Ranken anzunehmen, dass an ihnen bei gleichzeitiger Reizung der Ober- und Unterseite die Krümmung nach dieser hin gleichwohl

eintreten würde; so hatte ja auch, wie schon erwähnt, Darwin einige Versuche gedeutet. Sonst ist diese Frage nie verfolgt worden, weil man diese Ranken eben immer für einseits empfindlich hielt. Erst lange nach Beginn meiner Untersuchungen kam auch ich darauf, mein Interesse ihr zuzuwenden mit dem Ergebniss, dass jene Ansicht nicht richtig ist.

Die Veranlassung zu eingehenden Versuchen gab die Beobachtung, dass eine Ranke von *Passiflora coerulea*, die an einer Stelle zwischen zwei Pinsel so gefasst war, dass der eine die Ober-, der andere die Unterseite berührte, sich selbst bei kräftigem Reiben nicht krümmte. Ranken derselben Pflanze, die nun mit dem Holzstäbchen gleich oft auf der Ober- wie auf der Unterseite gerieben wurden, krümmten sich ebenfalls nicht, oder doch viel weniger als eigentlich zu erwarten war. Um dem Einwand zu begegnen, dass diese Ranken vielleicht nicht sonderlich reactionstüchtig gewesen seien, brachte ich die Versuchsanordnung weiterhin in eine Form, die einwandfreie Ergebnisse lieferte: In dem reactionsfähigsten Theil der Ranken wurde nämlich eine von der Spitze 1—2 cm entfernte Zone von 1—2 cm Länge durch Tuschepünktchen bezeichnet, hierauf die Oberseite innerhalb dieser Zone, die Unterseite aber längs des ganzen reactionsfähigen Theils bis zur Spitze durch Hin- und Herreiben mit einem Stäbchen gereizt. Oberseits wurde zunächst ein stärkerer Impuls ertheilt als unterseits.



Figur 4.
Ranken, die zwischen den Marken oberseits durch 8maliges, unterseits durch 4maliges Hin- und Herreiben mit einem Stäbchen gereizt wurden. *a Passiflora coerulea*, *b Pilogyne suavis*, *c Bryonia dioica*, *d Actinostemma paniculatum*.

In allen diesen Versuchen, die ich mit mannigfachen Abänderungen ausgeführt habe, blieb nun die beiderseits gereizte Strecke der Ranke gerade, während die nur unterseits gereizten Theile eine sehr kräftige Reizkrümmung ausführten (Fig. 4*a*). Aehnliche Versuche stellte ich ferner an mit *Passiflora gracilis*, *P. lunata*, *Bryonia dioica* (Fig. 4*c*), *Sicyos angulatus*, *Pilogyne suavis* (Fig. 4*b*), *Cyclanthera pedata*, *C. explodens*, *Cucurbita Pepo* und den nicht allseits reagirenden Gabelästen der Ranken von *Actinostemma*

paniculatum (Fig. 4*d*, vergl. dazu auch p. 553 und Fig. 1), immer mit demselben Erfolg. Bei den Cucurbitaceenranken wird aber nicht immer wie bei den Passifloren die Krümmung völlig gehemmt, sondern oft nur sehr stark abgeschwächt (vergl. Fig. 4*c*), wenn man die Oberseite reizt, auch wenn die Reizung sehr viel stärker erfolgt als auf der unteren. Es machen sich gerade hier grosse individuelle Verschiedenheiten geltend. Es kann überhaupt nicht eindringend genug betont werden, dass bei fast allen Versuchen, die in diesem Abschnitt mitgetheilt sind, solche in geringerem oder grösserem Grade zur Beobachtung gelangten[1]). Es war deshalb nothwendig, sehr zahlreiche Versuche zur Entscheidung jeder Frage anzustellen. — Völlig gerade bleiben die Ranken hingegen, wenn man ausser der Oberseite auch die ihr nächst benachbarten Zonen reizt (vergl. Anm. 1, p. 556).

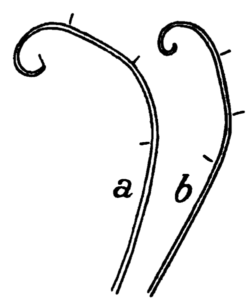
Weitere sehr eingehende Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen. Es ist für den Erfolg völlig gleichgültig, ob zuerst die obere und dann die untere Seite, oder erst diese, dann jene gereizt wird; ferner unterbleibt die Krümmung in gleicher Weise, ob nun die Oberseite stark oder nur schwach (etwa durch einmaliges leichtes Darüberstreichen) gereizt wird, vorausgesetzt nur, dass der Contact auf der Unterseite entsprechend gleich stark oder etwas schwächer erfolgt. Wird die Oberseite weniger kräftig gereizt als die Unterseite, so nimmt die Krümmung nicht die regelmässige spiralige Form an, sondern der oberseits gereizte Theil bleibt entsprechend der Stärke des Contactes schwächer gekrümmt. Gerade wie für die allseits gleich reagirenden Ranken wird also die Krümmung durch eine Differenz der Reizintensität bedingt, nur mit dem Unterschied, dass, um überhaupt eine Krümmung zu erzielen, der Contact auf der Oberseite stets schwächer sein muss, da ja eine Reaction nach dieser Seite überhaupt ganz oder fast ganz ausbleibt. Dementsprechend kann man jeder Zeit eine Rankenzone, die in Folge einer Reizung der Oberseite gerade geblieben ist, nachträglich durch eine stärkere Reizung der Unterseite zu einer Einkrümmung veranlassen.

Ganz besonders hervorheben möchte ich aber, dass sich der Einfluss des oberseitigen Contactes nicht nur geltend macht, wenn gleichzeitig, oder kurze Zeit darauf, oder zuvor, die Unterseite gereizt wird, sondern auch noch dann, wenn die Reaction auf einen unter-

1) Abweichende Ergebnisse werden, bei den Cucurbitaceen namentlich, oft durch Torsionen bedingt, die sehr häufig am Rankenkörper vorkommen.

seits ertheilten Impuls schon begonnen hat. Bei allen Ranken, denen der Cucurbitaceen sowohl wie denen der Passifloren, an denen erst nach Beginn einer solchen Krümmung die Oberseite kräftig gereizt wird, schreitet jene zwar noch einige Augenblicke fort, bleibt aber dann bald stehen, so dass an der oberseits gereizten Stelle nicht der Krümmungsradius zu Stande kommt, wie ohne diesen Contact. Hier sei auch schon darauf hingewiesen, dass wohl die Einkrümmung gehemmt wird, nicht dagegen die auf jene folgende Geradstreckung. Bei solchen Ranken, die diese Bewegung schnell ausführen, wie bei *Sicyos*, *Passiflora gracilis* und *Pilogyne suavis*, konnte ich sie selbst durch sehr starke Reizung der Oberseite nicht hemmen.

Weiterhin habe ich den Versuch gemacht, das Verhältniss des Empfindungsvermögens von Ober- und Unterseite noch näher festzustellen. Eine völlig exacte Entscheidung ist freilich nicht möglich. Es bedarf kaum eines Hinweises, wie schwierig es ist, selbst bei noch so grosser Vorsicht, beide Seiten ganz gleich stark durch Contact zu reizen. Den Impuls habe ich zunächst mit den schon erwähnten Holzstäbchen mit scharfer Schneide ertheilt. Abgesehen davon, dass diese nicht überall ganz gleich beschaffen ist, ist es nicht möglich, das Stäbchen auf der einen Seite mit völlig gleichem Druck lasten zu lassen wie auf der anderen. Auch könnten kleine Unterschiede in der Schnelligkeit des Reibens den Contact verschieden machen. Und selbst, falls alle diese Umstände ohne Einfluss sein sollten, so könnte doch die Reizung in Folge von Verschiedenheiten im anatomischen Bau der Rankenseiten, so z. B. durch stärkere oder schwächere Hervorwölbungen der Epidermiszellen, durch Vorhandensein oder Fehlen von „Fühltüpfeln“, sehr verschieden ausfallen. So habe ich mich denn darauf beschränkt, festzustellen, dass bei annähernd gleich starker Reizung, durch einmaliges Hinstreichen über beide Seiten in der Mehrzahl der Versuchsranken von *Passiflora* die Krümmung schon völlig (Fig. 5 *a*), bei den Cucurbitaceen völlig oder doch wenigstens sehr wesentlich gehemmt wird (Fig. 5 *b*). Einen ähnlichen Erfolg hat mehrmaliges Hin- und Herreiben, wenn es auf beiden Seiten gleich oft vorgenommen wird.



Figur 5.
Ranken zwischen d. Marken oberseits u. unterseits durch je einmaliges Reiben gereizt.
a Passiflora coerulea,
b Pilogyne suavis.

Etwas genauer, wenn auch noch mit genug Fehlerquellen behaftet, erscheint mir eine andere Methode: Die Ranken werden zwischen zwei feine Dachshaarpinsel gefasst, von denen der eine der Oberseite, der andere der Unterseite anliegt, und nun eine Strecke weit zwischen ihnen hindurchgezogen: meist bleibt auch in diesen Versuchen die Krümmung aus. Wo sie sich gleichwohl einstellt, ist abgesehen von den Fehlerquellen bei diesen Versuchen im Auge zu behalten, dass möglicher Weise bezüglich der Empfindlichkeit auf beiden Seiten bei den verschiedenen Rankenexemplaren Verschiedenheiten bestehen.

Schliesslich habe ich noch ein drittes Verfahren angewendet: Es ist anzunehmen, dass die Unterseite nicht im Stande ist, über ein gewisses Maass der Reizung hinaus zu percipiren, ebenso auch nicht die Oberseite. So wurden also beide Seiten an einer Anzahl von Ranken sehr oftmals (50—100 Mal) mit dem Stäbchen gerieben. Auch in diesem Falle unterblieb, bei *Passiflora* wenigstens, die Krümmung vollkommen, während sie bei den Curcurbitaceen nur in geringerem oder grösserem Grade unterdrückt wurde.

Contactreizung der Oberseite nicht allseits reagirender Ranken hemmt übrigens nicht nur die Krümmungen, die durch Contact der Unterseite eintreten, sondern auch die, die durch Temperaturschwankungen (vergl. Correns I) und die durch Decapitation veranlasst werden, beide aber, wie es scheint, in verschieden hohem Maasse.

Besonders eclatant erfolgt die Hemmung der Krümmungen, die sich nach einer Decapitation einstellen. An anderer Stelle werde ich zeigen, dass an den Ranken in Folge von Decapitation, bei den *Passiflora*-Arten auch in Folge von tieferen Einschnitten an der Basis des Rankenkörpers nach ganz kurzer Zeit eine starke Einkrümmung nach der Unterseite sich geltend macht, die an der Spitze oder, falls sie durch Decapitation beseitigt ist, eine kurze Strecke von der Wunde entfernt beginnend sich über den grössten Theil der gegen Contact reactionsfähigen Zone ausdehnt. Die Ursache für diese Reaction beruht jedoch nicht auf dem Wundreiz als solchem. Doch würde es mich zu weit führen, wollte ich darauf hier näher eingehen. Diese Krümmungen nun bleiben an oberseits gereizten Rankenzonen von *Passiflora*-Arten (*coerulea*, *gracilis* u. a.) dauernd völlig aus, auch dann, wenn man über die Oberseite nur 3—4 Mal leicht hin- und herstreicht. Bei stärkerer Reizung tritt an diesen Stellen häufig eine leichte Contactkrümmung nach der

Oberseite hin ein. Trotz dieses hohen Einflusses des oberseitigen Contactes aber pflanzt sich der durch die Decapitation erteilte Impuls doch von der Wundstelle und von der an sie angrenzenden, gekrümmten Strecke aus durch die gerade gebliebene Zone hindurch fort, so dass unterhalb derselben meist nochmals eine sehr starke Krümmung auftritt. Bei den Curcurbitaceen gelang es mir jedoch nicht, diese Krümmungen durch oberseitige Contactreizung zu unterdrücken. Doch muss ich bezüglich Einzelheiten, auch für die Temperaturkrümmungen, auf eine andere Publication verweisen.

Ueber die Hemmung der letzteren liegen mir erst eine Reihe von Beobachtungen vor. Ranken von *Passiflora coerulea*, *gracilis* und einigen anderen Species wurden von 16° in Wasser von 34—35° übertragen. Die Krümmungen erfolgten, wie schon Correns angiebt, im allgemeinen mit grosser Regelmässigkeit von der Spitze her nach der Unterseite hin. An solchen Ranken aber, an denen ein Theil der Oberseite mit einem Holzstäbchen sehr oftmals (100—150 Mal) gerieben worden war, blieb dieser zunächst wenig gekrümmt, aber eigentlich niemals völlig gerade, während die übrigen Theile die Reaction normal ausführten. Nach einiger Zeit, etwa 2—5 Minuten, wurde aber dann die Krümmung an der oberseits gereizten Stelle langsam verstärkt, bis auch sie den ohne diese Reizung angestrebten Radius angenommen hatte. Die Ranken einiger Cucurbitaceen *(Sicyos, Pilogyne)* konnte ich bisher in Wasser leider zu keiner Reaction veranlassen.

Worin die Ursache zu suchen ist, dass die Temperaturkrümmungen so wenig gehemmt werden, vermag ich vorläufig noch nicht zu sagen. Möglich, dass die Grösse des Temperaturunterschiedes von Bedeutung ist. Jedenfalls wäre es nöthig, den Einfluss oberseitigen Contactes auf die durch Abkühlung hervorgerufenen Krümmungen zu untersuchen, wozu ich bis jetzt keine Gelegenheit hatte. —

Aus allem bisher Mitgetheilten ist also zu entnehmen, dass auch bei den nicht allseits reagirenden Ranken die Oberseite einen hohen Grad von Empfindlichkeit für Contact besitzt. Denn schon durch ein einmaliges leichtes Streichen über sie wird die nach einer etwa gleich starken Reizung der Unterseite auftretende Reaction aufgehoben. Ohne die Annahme einer Empfindlichkeit wäre das Verhalten der Oberseite jedenfalls ganz unverständlich. Es liegt wegen der Uebergänge, die zwischen allseits und nicht allseits

reagirenden Ranken bestehen, von vornherein nahe, anzunehmen, dass das Wesen dieser Empfindlichkeit dasselbe sei wie an der Unterseite und den Flanken, dass auch an der Oberseite der Stoss oder Druck auf discrete Punkte beschränkter Ausdehnung die Perception veranlasse. Thatsächlich habe ich mich durch zahlreiche Versuche davon überzeugt, dass selbst 100 maliges Reiben der Oberseite mit feuchter Gelatine die auf eine minimale Reizung der Unterseite eintretende Reaction in keiner Weise hemmt.

Auch bezüglich der Ausbreitung des Impulses auf benachbarte, nicht gereizte Rankentheile herrscht zwischen Ober- und Unterseite völlige Uebereinstimmung. Wie auf dieser so beobachtet man auch auf jener, dass sich der Impuls mehrere Millimeter weit in ungereizte Zonen fortpflanzt, da dieselben ebenfalls noch an der Krümmung gehemmt werden (vergl. dazu Fig. 4*a*—*d*).

Weiter war es wünschenswerth, festzustellen, wie lange ein oberseits ertheilter Impuls eine Nachwirkung hervorruft. Ein exacter Nachweis ist auch hier nicht möglich. Die Nachwirkung wird abhängen von der Stärke der Reizung, sodann aber auch davon, wie stark nachträglich die Unterseite gereizt wird. Es wurde also die Reizung der Oberseite stets verhältnissmässig stark, die der unteren dagegen schwach gewählt, im übrigen der Contact an jener wieder auf eine begrenzte Strecke beschränkt. Eine sehr bedeutende Nachwirkung machte sich bei *Passiflora coerulea*, *Bryonia dioica* und *Pilogyne suavis*, bei günstiger Temperatur noch über 1/2 Stunde nach erfolgter Reizung, geltend. Aus allen Versuchen, die ich angestellt habe, habe ich den Eindruck gewonnen, als ob die Nachwirkung, die nach und nach ausklingt, sich annähernd so lange nachweisen liesse, als Zeit vergeht, bis nach einer durch Reizung der Unterseite veranlassten Einkrümmung ihre Ausgleichung beginnt. —

Das Ergebniss meiner auf den vorigen Seiten mitgetheilten Untersuchungen lässt sich etwa folgendermassen zusammenfassen:

1. Die Empfindlichkeit der Oberseite gegen Contactreiz ist auch bei den nicht allseits reagirenden Ranken sehr gross.

2. Verschieden ist aber der sichtbare Reizerfolg: Reizung der Unterseite löst eine Krümmung aus, Reizung der Oberseite hemmt diese Krümmung, verursacht aber sonst kaum eine Krümmung.

3. Es ist also jedenfalls unrichtig, aus einem einseitigen Reactionsvermögen auf eine nur einseitige Empfindlichkeit gegen

Contact zu schliessen, und deshalb nicht zweckmässig, allseits und einseits empfindliche Ranken zu unterscheiden.

Auf das Interesse, das diese Thatsachen in theoretischer Hinsicht bieten, soll erst in dem Schlussabschnitt eingegangen werden.

Abschnitt III.

Mechanik der nach kurzandauerndem Contact eintretenden Krümmungen.

Dass die Krümmungen der Ranken, die sich nach Berührung mit so grosser Schnelligkeit einstellen, schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gelenkt haben, kann nicht wunderbar erscheinen. Eine Einsicht in die Mechanik dieser wie der anderen Reizkrümmungen wachsender Pflanzenorgane wurde jedoch erst von Sachs durch die Einführung geeigneter Messmethoden angebahnt. Die vereinzelten Erklärungsversuche der Rankenbewegungen aus früherer Zeit, so die von Knight (I) und Mohl (I), können also hier übergangen werden. Sachs sprach auf Grund seiner Untersuchungen über die helio- und geotropischen Krümmungen bekanntlich den Gedanken aus, dass ganz allgemein die Reizkrümmungen noch wachsthumsfähiger Organe dadurch zu Stande kämen, dass das Wachsthum auf der convex werdenden Seite absolut beschleunigt, auf der concaven dagegen absolut verlangsamt werde.

Die Richtigkeit dieser Theorie wurde für die Ranken von De Vries (I) geprüft. Er gelangte zu dem Ergebniss, dass thatsächlich bei den Krümmungen der Ranken das Wachsthum auf der convexen Seite absolut beschleunigt, dasjenige der concaven Seite aber absolut vermindert oder auf Null reducirt wird. „Bei geringem Totalwachsthum der Ranke tritt sogar eine Verkürzung der concaven Seite ein.“ Ueber das Wachsthum der Mittelzone während des Krümmungsvorganges fehlen bei ihm jegliche Beobachtungen. Seine Messungen, die übrigens abgesehen von einer einzigen Darwin's bis zum heutigen Tage die einzigen geblieben sind, lassen sich nun aber in vieler Beziehung anfechten, wie es auch schon von Darwin (I, p. 139) und von O. Müller (I, p. 115 ff.) geschehen ist. De Vries brachte auf der Ober- und der Unterseite ungereizter Ranken in Entfernungen von 1 mm Messmarken an und

liess alsdann die Ranken sich um Stützen herumschlingen. Erst 12—24 Stunden nach Beginn der Versuche wurde die nunmehrige Entfernung der Marken festgestellt. Daraus ist das obige Ergebniss abgeleitet. Er untersuchte also nicht die auf einen kurzandauernden Contact in wenig Minuten eintretende Krümmung, ebensowenig wie die nach dieser sich einstellende Geradestreckung, sondern es combinirten sich in seinen Beobachtungen zwei Erfolge: 1. die Veränderungen, die durch die Contactkrümmung hervorgerufen wurden und 2. das Wachsthum der Ranken, nachdem sie die Stütze gefasst hatten. De Vries weist ja selbst darauf hin (I, p. 314), ohne aber genauere Messungen angestellt zu haben, dass das Wachsthum an den um eine Stütze geschlungenen Theilen nicht sogleich nach Vollendung der Krümmung aufhört. Auf das Verhalten der Ranken während dieser ist aus diesen Messungen also nichts zu schliessen. Denn auch dann, wenn die Krümmung lediglich durch eine Verkürzung der Rankenunterseite zu Stande käme, könnten bei fortdauerndem Wachsthum solche Ergebnisse erzielt werden, wie sie De Vries fand.

Der Annahme von Sachs-De Vries wurden für die Ranken bald andere gegenüber gestellt, wenn sich auch eine Anzahl Forscher, so z. B. Duchartre (I), Pfeffer (I, p. 485) und Correns (I, p. 8) ihr anschlossen. Alle Bemühungen aber, die späterhin gemacht worden sind, die Rankenkrümmungen in anderer Weise zu erklären, zeichnet der Mangel jeglicher exacter Beweisführung aus.

Die Schnelligkeit, mit der sich die Reaction nach der Reizung einstellt und mit der sie abläuft, sowie die Thatsache, dass die Krümmungen nach einiger Zeit wieder ausgeglichen werden, verlockte dazu, die Ursache nicht im Wachsthum, sondern allein in Turgorschwankungen zu suchen, obwohl durch die Messungen Pfeffer's (II) bekannt war, dass die durch fast gleiche Schnelligkeit ausgezeichneten Blüthenbewegungen von *Tulipa* und *Crocus* durch eine bleibende Verlängerung, also durch Wachsthum, zu Stande kommen. So nahm schon Darwin (I, p. 138 ff.) an, dass die Krümmungen der Ranken durch eine Turgorsenkung an der Contactstelle, also durch eine Verkürzung der Concavseite zu Stande kämen. An ihn schloss sich Baillon (I), Penhellow (I, p. 72, 75), in gewissem Sinne auch Leclerc du Sablon (I, p. 37 ff.), schliesslich neuerdings Mac Dougal in einer ganzen Reihe von Arbeiten —IX) an, während O. Müller (I, p. 121), der auch die De ies'schen Angaben für unannehmbar hielt, das Wesen der

Krümmung in einer Ausdehnung der oberen, convex werdenden Seite glaubte suchen zu können.

Aus dem Vorstehenden kann man ersehen, wie wenig geklärt bisher die Ansichten über die Mechanik der Rankenkrümmungen sind. Deshalb findet man auch in den Lehrbüchern darüber die verschiedensten Angaben.

Ein Einblick kann eben nur gewonnen werden, wenn man zunächst das Verhalten der convexen und der concaven Seite an Ranken, die durch vorübergehenden localen Contact gereizt worden sind, durch geeignete Messungen verfolgt. Erst nachdem dies geschehen ist, lässt sich die Frage behandeln, wie sich die Ranken während und nach Umschlingung einer Stütze verhalten.

Ueber meine Untersuchungsmethoden sei hier zunächst folgendes bemerkt. Die Messungen wurden in einem Gewächshause des Gartens ausgeführt, in dem je nach der Witterung die Temperatur etwa von 12—27° schwankte. Jedoch blieb sie zumeist während der ganzen Dauer der einzelnen Versuche einigermassen constant; kleinere Schwankungen beeinflussten die Ergebnisse nicht in wesentlichen Punkten. Die Sprosse wurden meist unterhalb der zur Messung ausgewählten Ranke in Watte zwischen zwei an einem Holzstab angebrachten Korkplatten befestigt, wonach sie mit Hilfe von Stativen in die gewünschte Lage gebracht wurden. Ausserdem unterstützte ich die Ranken während der einzelnen Messungen in der Nähe der Marken, um diese in geeigneter Weise zu orientiren, an ein oder zwei Punkten mit an Stativen befestigten Glasstäben, die mit einer 2—3 mm dicken, feucht gehaltenen Schicht neutralisirter und filtrirter 10proc. Gelatine überzogen waren. Dadurch wurden selbst die empfindlichsten Ranken in keiner Weise im Wachsthum gestört.

Die Messungen selbst wurden nach der durch Pfeffer's Untersuchungen hinreichend bekannten mikroskopischen Methode mit Hilfe eines Horizontalmikroskopes ausgeführt, dessen Tubus jedoch durch ein Charniergelenk in jede beliebige Lage zur Horizontalen gebracht werden konnte. Als Oculare dienten Messtrommeloculare mit durch Schraube verstellbarer Mikrometerplatte. Als Objectiv verwendete ich ein schwaches Linsensystem, sodass der Mikrometerwerth 0,0121 mm betrug. Es konnten so Strecken bis zu 1,8 mm Länge gemessen werden. Als Messmarken wählte ich auffällige

Kanten und Ecken von Tuschepünktchen, die an den jeweils gewünschten Stellen mit Hilfe ganz feiner Pinsel angebracht wurden. Sogen. „flüssige Tusche" des Handels darf nicht benutzt werden, da sie nach meinen Erfahrungen die Ranken schädigt, sondern nur angeriebene Tusche. Doch empfiehlt es sich, die Pünktchen so klein wie möglich zu machen, da grössere Marken den Krümmungsvorgang local oft nicht unwesentlich beeinflussen. Verhältnissmässig unempfindlich sind dicke Ranken. In vielen Fällen wurden die Marken schon an dem den Messungen vorangehenden Tage angebracht, da selbst eine leise Berührung mit dem Pinsel meist eine schwache Reizkrümmung hervorruft, die aber nach einigen Stunden schon wieder vollkommen ausgeglichen ist.

Bei Wahl geeigneter Marken, zitterfreier Aufstellung, bei richtiger Orientirung der Objecte senkrecht zur Tubusachse und bei einiger Uebung betragen die Messfehler niemals mehr als $^1/_2$ Theilstrich. Da mit der Zahl der Theilstriche die Fehler kleiner werden, so nahm ich die Marken möglichst weit von einander entfernt. Doch musste bei der eintretenden Krümmung die Verwechselung von Bogen und Sehne berücksichtigt werden. Schon um die Messung auf der Concavseite nicht zu sehr zu erschweren, wurden die Ranken an einer begrenzten Stelle stets nur so schwach gereizt, dass eine verhältnissmässig geringe Krümmung eintrat, deren Radius selten weniger als 5 mm, meist dagegen 5—12 mm betrug. Dieser lässt sich mit einem System von Kreisen, die auf eine Pappscheibe aufgezeichnet sind, hinreichend genau bestimmen. Für den oben angegebenen Mikrometerwerth macht bei 5 mm Radius der Fehler zwischen Bogen und Sehne bei einer Strecke von 100 Theilstrichen etwas weniger als $^1/_2$ Theilstrich aus, liegt also noch innerhalb der Fehlergrenzen. Bei einer Vergrösserung

A. Reizung nur einer Rankenseite.

Zunächst habe ich die Krümmungen untersucht, die eintreten, wenn bei allseits reagirenden Ranken eine Seite, bei den nicht allseits reagirenden die Unterseite durch kurz andauernden Contact gereizt wird.

Zu den nachfolgenden Tabellen ist folgendes zu bemerken. Um eine Vergleichung der in den verschiedenen Zeiten gemessenen Zuwachse zu erleichtern, wurden sie stets auf eine Einheit, nämlich auf Stundenprocente berechnet, d. h. die Anzahl der Theilstriche, um welche 100 Theilstriche sich im Laufe einer Stunde bei gleichbleibender Wachsthumsintensität verlängert haben würden. Es bedeutet * den Augenblick der Reizung, † dass die Einkrümmung beendigt ist (der Krümmungsradius ist jedesmal am Kopf der Tabellen vermerkt), || dass die Krümmung wieder ausgeglichen ist, T. den Zuwachs in Theilstrichen, St. % denselben berechnet in Stundenprocenten. Die in Klammern gesetzten Zahlen geben die Entfernung der Messmarken in Theilstrichen zu Beginn des Versuches an. Die Zuwachse für Convex- und Concavseite beziehen sich auf denselben Querschnitt und gestatten einen Einblick in das Verhalten beider Seiten.

I. Nicht allseits reagirende Ranken.

Tabelle 5. *Bryonia dioica.*

		No. 1. Ranke 10 cm lang, Entfernung der Marken v. Spitze 2 cm. Durchmess. der Ranke 0,46 mm. K-Radius 6 mm						No. 2. Ranke 11,5 cm lang, Entfernung der Marken v. Spitze 2,5 cm, Durchmess. der Ranke 0,48 mm. K-Radius 6 mm					
Temperatur		13°	14°	16°	16°	17°	19°	18°	19°	20°	21°	21°	18°
Stundenzahl		2^{10} *	0^{08} †	0^{41}	0^{30}	0^{30} ||	1^{22}	1^{15} *	0^{19} †	0^{32}	0^{30}	1^{10} ||	3^{02}
		(103,5)						(105)					
Convex-Seite	T.	1	**6,5**	0	0	0	4	0	**5,5**	0	0	0	1,5
	St. %	0,4	**48,0**	0	0	0	2,6	0	**16,4**	0	0	0	0,4
		(98)						(97)					
Concav-Seite	T.	1,5	—**1,5**	3	4	3,5	3,5	0	—**1,5**	1,5	3	3	3
	St. %	0,7	—	4,4	8	6,7	2	0	—	3	6	2,6	0,9
Controlmarke	St. %	1	1	2	2	2	2	0,4	0	0	0	0	0,8

Tabelle 6. *Pilogyne suavis.*

	No. 1. Ranke 9 cm lang, Entfernung der Marken von Spitze 1,2 cm. K-Radius 4 mm						No. 2. Ranke 7 cm lang. Entferng. der Marken v. Spitze 1 cm K-Radius 6 mm					No. 3. Entferng. d. Marken von Spitze 1,5 cm K-Radius 4 mm	
Temperatur	17°	18°	19°	20°	20°	19°	25°	26°	26°	26°	27°	14°	14°
Stundenzahl	1^{25} *	0^{04} †	0^{30}	0^{25}	1^{25}	1^{30}	1^{11} *	0^{02} †	0^{30}	0^{45}	1^{00}	2^{05} *	0^{00} †
	(82)						(88)					(114)	
Convex-Seite T.	0	**5**	0	0	0	0	1	**3**	—1	0	1,5	0	**6**
Convex-Seite St.%	0	**88**	0	0	0	0	0,9	**112,8**	—	0	1,6	0	**160**
	(103)						(81)					(94)	
Concav-Seite T.	0	**—1,5**	4	2	0,5	1,5	1	**—0,5**	1,5	0,5	1,5	0	**—1**
Concav-Seite St.%	0	—	7	3,8	0,3	1	1	—	7	2,4	1,8	0	—
Controlmarke St.%	0,4		0	0	0	0			—			—	

Tabelle 7. *Sicyos angulatus.*

	No. 1. Ranke 9 cm lang, Entfernung der Marken von Spitze 1,5 cm. Durchmesser der Ranke 0,33 mm. K-Radius 4 mm.							No. 2. Ranke 13 cm lang, Entfernung der Marken von Spitze 2,5 cm. K-Radius 6 mm.				
Temperatur	22°	22°	22°	22°	22°	22°	22°	24°	25°	25°	25°	26°
Stundenzahl	1^{05} *	0^{04} †	0^{15}	0^{05}	0^{05}	0^{33}	1^{35}	1^{35} *	0^{02} †	0^{15}	0^{30}	0^{30}
	(79)							(92)				
Convex-Seite T.	1	**3,5**	—0,5	0	0	1	1	0	**3,5**	—0,5	0	0
Convex-Seite St.%	0,7	**62,5**	—	0	0	2	0,7	0	**127**	—	0	0
	(66,5)							(129,5)				
Concav-Seite T.	1	**—0,5**	2	0,5	0,5	0	1	0	**—1**	3	1,5	0
Concav-Seite St.%	1	—	12	8,8	7	0	0,9	0	—	9,4	4	0
Control-Marke St.%	2	0		1,2				0,4				

Tabelle 8. *Passiflora coerulea.*

	No. 1. Ranke 12 cm lang, Marken von Spitze 2,5 cm entfernt. Durchmesser der Ranke 0,58 mm. K-Radius 6 mm.								No. 2. Ranke 18 cm lang, Marken von Spitze 2 cm entfernt. Durchmesser der Ranke 0,6 mm. K-Radius 6 mm.							
Temperatur	27°	27°	27°	27°	27°	27°	26°	26°	24°	24°	25°	25°	26°	26°	27°	27°
Stundenzahl	3^{35} *	0^{10} †	0^{21}	0^{17}	0^{18} ‖	0^{29}	0^{15}	0^{20}	0^{55} *	0^{15} †	0^{30}	0^{30}	0^{25}	0^{22}	1^{00} ‖	1^{00}
	(96,5)								(97)							
Convex-Seite T.	18,5	**7**	0	—0,5	—0,5	1,5	3,5	0,5	0	**5**	0	0	0	0	0	0
Convex-Seite St.%	5,3	**30,4**	0	—	—	4	7	1,3	0	**21**	0	0	0	0	0	0
	(106)								(110)							
Concav-Seite T.	18,5	**—1**	1,5	4	4,5	2,5	1,5	1,5	0	—1	1	2	2	1	1	0
Concav-Seite St.%	5	—	3,5	10,7	11,6	3,8	4,4	3,7	0	—	2,8	5,5	4,4	2,4	0,9	0
Control-Marke St.%	5,5		3,3	8,3	3	6,5	7,2	4	0	0	0	0	0	0	0	0

II. Allseits reagirende Ranken.

Tabelle 9. *Actinostemma paniculatum.*

		Rankenhauptstamm 14 cm lang, Marken 2 cm von der Gabelung. Die Ranke wurde zuerst auf der einen Seite (a) gereizt, hierauf, nachdem die Krümmung zurückgegangen war, auf der entgegengesetzten (b).								
		a.					b.			
Temperatur		17°	18°	19°	20°	19°	19°	19°	19°	19°
Stundenzahl		1^{15} *	0^{09} †	0^{43}	0^{37} ‖	1^{20}	* 0^{17} †	0^{15}	0^{15}	1^{00}
		(95,5)								
Convex-Seite	T.	0,5	**4,5**	0	0	0,5	**—1**	0	0	0,5
	St.%	0,4	**31**	0	0	0,4	—	0	0	0,5
		(104)								
Concav-Seite	T.	0,5	**—0,5**	3	2	1	**5**	0	0	0
	St.%	0,4	—	4,1	3,1	0,7	**15**	0	0	0
Control-Marke	St.%	0	0	0	0	0				

Tabelle 10. *Cobaea scandens.*

	No. 1. Junge Ranke, Marken am vorletzten Glied des Rankenhauptarmes. K-Radius 5 mm.								No. 2. Marken am vorletzten Glied des Rankenhauptarmes. K-Radius 8 mm.						
Temperatur	24°	24°	25°	25°	25°	25°	25°	26°	25°	25°	25°	25°	24°	24°	23°
Stundenzahl	0^{50} *	0^{12} †	0^{10}	0^{15}	0^{15}	0^{15}	0^{35}	1^{00}	3^{45} *	0^{15} †	0^{14}	0^{21}	0^{16}	0^{15}	0^{5}
	(92)								(92)						
Convex-Seite T.	3	**5**	0	0	—1		0,5	2,5	5,5	**4,5**	0	0	0	0	0
Convex-Seite St.%	3,4	**26**	0	0	—		1,0	2,5	1,6	**18,5**	0	0	0	0	0
	(100,5)								(78)						
Concav-Seite T.	2,5	**—1,5**	0	2	2,5	2	0,5	2,5	6	**0**	1,5	2	1	1	0
Concav-Seite St.%	3,1	—	0	7,9	9,6	7,5	0,8	2,3	2	0	7,8	6,7	4,2	4,5	0
Control-Marke St.%	2			3,1				1,5	1			0—2			1

Tabelle 11.

	a) *Cissus discolor.* Rankenhauptarm 7,5 cm lang, Marken 1,4 cm unterhalb der Gabelung. K-Radius 8 mm.					b) *Lathyrus Aphaca.* Ranke 7 cm lang, Marken 1,5 cm von der Spitze entfernt. Durchmesser der Ranke 0,24 mm K-Radius 4 mm.			
Temperatur	22°	22°	22°	22°			22°	22°	23°
Stundenzahl	3^{15} *	0^{10} †	1^{00}	1^{11}	16^{30} ‖	12^{00} *	0^{14} †	2^{30}	1^{05}
	(127)					(76,5)			
Convex-Seite T.	0	**7,5**	0	0	0	1	**4,5**	0	0
Convex-Seite St.%	0	**84,7**	0	0	0	0,1	**29**	0	0
	(95)					(84)			
Concav-Seite T.	0	**—1**	0	2	6	—	**—1**	3	2
Concav-Seite St.%	0	—	0	2	?[1]	—	—	1,3	2,3
Control-Marke St.%	0	0	0	0	1,5		0		

Alle Tabellen ergeben ein und dasselbe Bild. Der Krümmungsvorgang verläuft also in den verschiedensten Familien völlig übereinstimmend. Auch ist es ganz gleichgültig, ob die verwendeten Ranken noch jugendlich sind und in Folge dessen noch ein leb-

1) Wurde nicht berechnet, weil es nicht bekannt war, innerhalb welcher Zeit der [illegible]chs erfolgte.

haftes Wachsthum besitzen, oder ob sie schon nahezu ausgewachsen sind.

Wie aus den Tabellen zu ersehen ist, erfahren während der Einkrümmung die Messmarken an der der gereizten Stelle opponirten Seite, also der Convexseite, nach der Reizung eine in kurzer Zeit sehr grosse bleibende Verlängerung. Wie bedeutend dieses Wachsthum sein kann, sieht man namentlich an solchen Ranken, bei denen die Krümmung sehr schnell abläuft; es beträgt z. B. bei *Pilogyne* (Tab. 6) und *Sicyos* (Tab. 7) oft 3–6 Theilstriche für 2—3 Minuten, d. h. etwa 100—160 Stundenprocent. Wie diese Verlängerung im einzelnen zeitlich sich gestaltet, lässt sich wegen der Schnelligkeit der Krümmung nicht mit Messungen verfolgen. Doch giebt dafür die Bewegung einen Anhalt: Nach der Reizung verstreicht je nach der Individualität der Ranke, je nach der Temperatur u. s. w. stets eine geringere oder grössere Reactionszeit, darauf beginnt die Krümmung zunächst langsam, um allmählich mehr und mehr an Schnelligkeit zuzunehmen. Alsdann nimmt die letztere wieder ab, bis die Bewegung schliesslich ganz ausklingt. Das Wachsthum würde sich also in einem Coordinatensystem, mit den Zeiteinheiten als Abscissen, den entsprechenden Zuwachsen als Ordinaten, als eine doppelschenkelige Curve mit mehr oder weniger steilem Gipfel darstellen.

Während sich die Marken der Convexseite also immer sehr wesentlich verlängern, erfahren die auf der Concavseite zumeist eine, freilich nur sehr unbedeutende, Verkürzung. Sie beträgt bei stärkeren Krümmungen von 8—4 mm Radius nie mehr als 1–1½%, wenn man den Fehler abrechnet, der beim Ablesen durch Verwechslung von Bogen und Sehne entsteht (vergl. S. 568), und nimmt mit der Verkleinerung des Krümmungsradius zu. Sie tritt überhaupt erst bei stärkeren Krümmungen (etwa von 10 mm Radius ab) in Erscheinung. Ich glaube nicht, dass sie auf einer activen Verkürzung der Zellen beruht, bin vielmehr der Meinung, dass sie lediglich eine Folge der Compression ist, die die Zellen in Folge der Einkrümmung erleiden. Aber selbst wenn das erstere zuträfe, so wäre sie so verschwindend klein gegenüber der Verlängerung der Convexseite, dass sie keinen wesentlichen Einfluss auf die Mechanik der Krümmung haben könnte.

Der Zuwachs auf der Oberseite ist stets etwas kleiner als der Werth, den man erhält, wenn man berechnet, um wieviel Theilstriche sich diese Seite für den kleinsten beobachteten Krümmungs-

radius verlängern würde, wenn die Unterseite sich nicht verkürzte. Ich gebe im Folgenden einige Zahlen[1]):

			berechnet	beobachtet	Fehler
Bryonia	Tab. 5.	No. 1	8,2	6,5	—1,7
		No. 2	7	5,5	—1,5
Passiflora	Tab. 8.	No. 1	10	7	—3
		No. 2	9	5	—4.

Man sieht, dass die beobachteten Zahlen stets hinter den berechneten etwas zurückbleiben. Zu berücksichtigen ist aber dabei, dass thatsächlich die Unterseite nicht dem theoretischen Postulat entspricht, sondern sich stets um 1—1,5 Theilstriche verkürzt. Jedenfalls lehren die Zahlen soviel, dass die Marken der Oberseite sich nicht um einen grösseren Betrag von einander entfernen, als es der Berechnung entspricht, woraus wiederum zu entnehmen ist, dass sich in der Verkürzung der Concavseite nicht etwa noch eine Verlängerung dieser Seite verbirgt, die Verkürzung also die oben angegebene Grösse nicht überschreitet.

Schon aus dem Verhalten der Messmarken an der concaven Seite geht hervor, dass nicht nur die convexe Seite, sondern auch noch Zonen der concaven während der Einkrümmung im Wachsthum eine transitorische Beschleunigung erfahren müssen. Man braucht nur aus den angegebenen Werthen das Wachsthum der Mittelzone zu berechnen. Uebrigens kann man sich an den Ranken auch direct von diesem überzeugen, wenn man an den Flanken angebrachte Marken beobachtet.

Tabelle 12. *Bryonia dioica*[1]).

Ranke 13,5 cm lang, Marke auf einer Flanke, 2 cm von der Spitze entfernt.
Temperatur 22°.

Stundenzahl . .		1^{40} (102)	*	0^{00}	†	2^{00}	‖
	T.	2,5		4,5		5	
Controlmarke	T.	2		2,5.			

1) Die berechneten Zahlen sind natürlich nur annähernd genau, da die Bestimmung des Krümmungsradius nur annähernd erfolgen kann.

2) Wegen der Bedeutung der angewendeten Zeichen vergleiche man p. 569.

Tabelle 13. *Passiflora coerulea.*

Ranke 18 cm lang, 2 Markenpaare auf einer und derselben Flanke, das eine (A) etwas der oberen, das andere (B) etwas der unteren Seite genähert, 2,5 cm von der Spitze entfernt. Temperatur 22/23°.

Stundenzahl .	1^{20} *	0^{10} †	2^{30} ‖	0^{45}
(92)				
A. T. .	0	4	2	0
(88)				
B. T. .	0	2	4	0

In Tabelle 13 haben also auch noch die der Unterseite genäherten Marken eine bedeutende Verlängerung, um 2 Theilstriche in 10 Minuten erfahren. —

Verfolgen wir nun nach beendigter Einkrümmung das weitere Verhalten der Messmarken auf Convex- und Concavseite an der Hand unserer Tabellen, so sehen wir, dass nach einiger Zeit, die je nach der Species und den äusseren Umständen verschieden ist, in Verbindung mit der Geradstreckung eine Verlängerung der Marken auf der Concavseite einsetzt, die in Stundenprocenten berechnet stets grösser ist als die entsprechende, die dieselbe Zone vor Beginn der Krümmung zeigt, also auf einer transitorischen Beschleunigung beruht. Sie ist stets viel unbedeutender als die bei der Einkrümmung auf der Convexseite auftretende, erstreckt sich aber über einen weit grösseren Zeitraum. Ebenso wie jene erst allmählich ihre höchste Intensität erreicht, um dann wieder zu sinken, so auch nun die Wachsthumsbeschleunigung auf der Unterseite (vergl. z. B. Tab. 5, 8, 10 No. 1).

Die Gesammtverlängerung der Concavseite beträgt, wie die Tabellen lehren, procentualiter während der Ausgleichung der Krümmung meist einen bis mehrere Theilstriche mehr, als die der Convexseite während der Einkrümmung, eine Folge der schon p. 557 erwähnten Ueberkrümmung nach der Gegenseite.

Während dieser Zeit nun, von dem Augenblick des Beginns der Geradstreckung an, lässt sich an den Marken auf der Convexseite nicht die geringste Verlängerung beobachten, selbst nicht an jugendlichen, noch sehr kräftig wachsenden Ranken (vergl. z. B. Tab. 8 No. 1, 10 No. 1). Aehnlich wie an denen der Concavseite während der Einkrümmung tritt jedoch in vielen Fällen eine geringe Verkürzung um 1—1,5 % ein (z. B. in Tab. 7, 8 No. 1, 10 No. 1). Dass sich in ihr nicht etwa ein Zuwachs verbirgt, geht aus ähnlichen Ueberlegungen hervor wie für die Unterseite bei der

Einkrümmung, ausserdem daraus, dass die Ranke erst dann wieder gerade geworden ist, wenn der Zuwachs der Unterseite dem bei der Einkrümmung auf der Oberseite erfolgten entspricht. Diese Verkürzung, die nur bei dem Ausgleich stärkerer Krümmungen sich einstellt, dürfte wiederum auf einer Compression der Zellen beruhen.

Ist die erwähnte Ueberkrümmung nach der Gegenseite bedeutend, so wird sie allmählich in ganz ähnlicher Weise ausgeglichen wie die primäre Krümmung. Hierauf nehmen beide Seiten wieder annähernd die Wachsthumsintensität an wie vor der Reizung, ohne dass eine längere Zeit völligen Wachsthumsstillstandes eintritt.

Was nun das Wachsthum der Mittelzone während der Geradstreckung betrifft, so erhellt auch hier durch Berechnung sowohl wie durch directe Beobachtung (vergl. Tab. 12 und 13), dass es wiederum eine transitorische Beschleunigung erfährt.

Schliesslich zeigen meine Tabellen noch, dass durch den kurzandauernden Contactreiz das Wachsthum in den Theilen der Ranken, die den gekrümmten nahe benachbart sind, in keiner nachweisbaren Weise beeinflusst wird. —

Ueberblicken wir nun den ganzen, aus Ein- und Rückkrümmung bestehenden Vorgang, so sehen wir, dass das Wachsthum der Mittelzone zweimal eine transitorische Beschleunigung erfährt: die erste tritt bald nach der Reizung ein und begleitet die Einkrümmung, die zweite erfolgt einige Zeit darauf und wird äusserlich sichtbar in dem Ausgleich der Krümmung. Die Krümmung selbst kommt dadurch zu Stande, dass die Wachsthumsbeschleunigung von der Peripherie der convexen nach der der concaven Seite allmählich ausklingt, die Geradstreckung durch ihre entgegengesetzte Vertheilung.

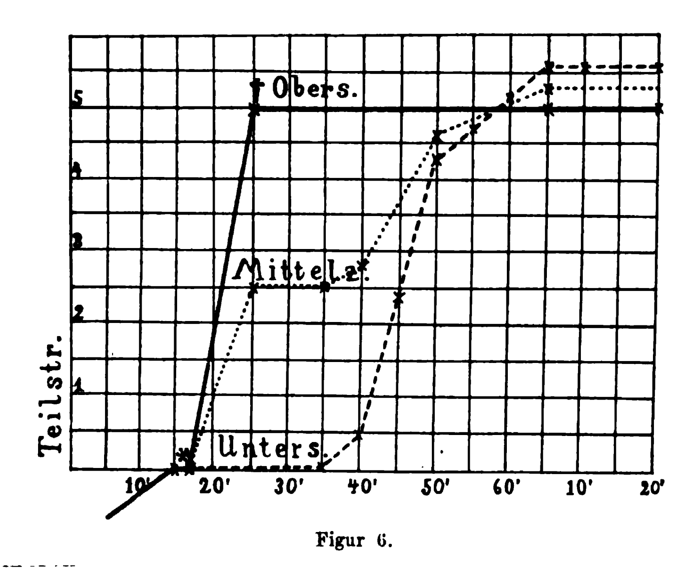
Aus den Tabellen geht nicht mit genügender Schärfe hervor, in welchen Beziehungen diese beiden Phasen beschleunigten Wachsthums zu einander stehen, da die Messungen sämmtlich in zu wenig kleinen Zeitabschnitten ausgeführt sind. Schon im Abschnitt II wurde darauf hingewiesen, dass auf die Krümmung eine Zeit der Ruhe folgt, die bei den verschiedenen Arten verschieden lange dauert, und dass erst dann die Rückkrümmung beginnt. Da die Oberseite nach beendigter Einkrümmung niemals mehr einen weiteren Zuwachs erkennen lässt, so kann man schon daraus folgern, dass in der Mittelzone auf die erste Beschleunigung zunächst ein

völliger Wachsthumsstillstand folgt, worauf erst die zweite sich einstellt. Dass dem wirklich so ist, habe ich durch Messungen in kurzen Zeitintervallen an verschiedenen schnell rückregulirenden Ranken, so denen von *Sicyos*, *Passiflora gracilis* und *Pilogyne suavis* festgestellt. Ich gebe hier zwei Tabellen, und ausserdem die Curven für den Zuwachs (in %) der Ober-, der Unterseite und der Mittelzone[1]) für den ganzen Verlauf des Krümmungsvorganges, die in lehrreicher Weise ihr Verhalten während desselben veranschaulichen. Eine dritte Tabelle von *Sicyos* mit Curven habe ich bereits an anderer Stelle veröffentlicht (I S. 378).

Tabelle 14. *Passiflora gracilis.*

Ranke 10 cm lang, Marken 2 cm von Spitze. K-Radius ca. 7 mm. Temp. 22—23°.

Minutenzahl		45	• 10	† 10	5	5	5	5	5	5 ||	5	20
Convexseite	T.	3	**5**									0
	%	3	**4,2**				0					
Concavseite	T.	3	**0**	0	0,5	2	2	0,5	0,5	0,5	0	0
	%	3	**0**	0	0,48	1,9	1,9	0,45	0,45	0,45	0	0



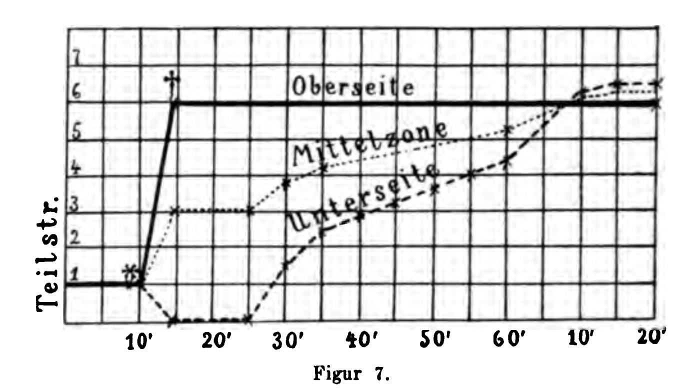
Figur 6.

1) Der Zuwachs der Mittelzone ist, nach den durch Beobachtung gefundenen Werthen für Ober- und Unterseite, berechnet.

Tabelle 15. *Pilogyne suavis.*

Ranke 10 cm lang, Marken 2 cm von Spitze. K-Radius 5 mm.

Minutenzahl		20	* 5	† 10	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	25
Convexseite	T.	0	**5**												0
	%	0	**5**						0						0
Concavseite	T.	0	**−1**	0	1,5	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	1	0,5	0
	%	0	—	0	1,4	0,9	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,9	0,9	0,4	0



Figur 7.

Die Wachsthumsbeschleunigung in der Mittelzone tritt also thatsächlich in einer Doppelcurve auf.

Die Doppelcurve zeigt aber auch, dass der ganze Krümmungsvorgang mit einer namhaften bleibenden Verlängerung der ganzen gereizten Rankenzone verbunden ist, einer Verlängerung, die eben nur durch die Reizung zu Stande kommt. Interessant scheint es nun, zu prüfen, eine wie grosse Gesammtverlängerung einer beschränkten Rankenzone man durch oftmalige Reizung und dadurch bewirkte Einkrümmung und Geradestreckung erzielen kann. Ranken, die die Krümmungen sehr schnell ausgleichen, wie z. B. die von

nach der Gegenseite veranlassen kann. Leider war mein gesammtes Rankenmaterial in Folge des schlechten Sommers 1902, als ich auch diese Frage noch in Angriff nehmen wollte, in so reducirtem Zustande, dass ich ihre Erledigung für spätere Zeiten verschieben musste. —

Ist durch meine bisherigen Messungen die Krümmungsmechanik im wesentlichen aufgehellt, so bedarf doch noch die Frage einer Besprechung, wie sich das Wachsthum während der Einkrümmung an der Peripherie der concaven Seite, während der Geradestreckung an der der convexen gestaltet. Ich halte mich zunächst an die erstere. Dass die Peripherie der concaven Seite in Folge des Contactreizes eine active Verkürzung erfährt, ist nach dem p. 573 Gesagten sehr unwahrscheinlich. Ebensowenig liegt ein Grund vor, anzunehmen, dass der Reiz daselbst das Wachsthum noch beschleunigt. Dagegen sprechen schon die Ausführungen auf p. 574. Auch konnte ich an sehr zahlreichen Ranken niemals direct einen Zuwachs an der concaven Seite während der Krümmung beobachten, weder an jungen noch kräftig wachsenden, noch auch an alten fast ausgewachsenen, gleichgültig auch, ob sie dick oder sehr dünn waren und ob sie sich schnell oder langsam krümmten.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob das Wachsthum an der Peripherie der Concavseite völlig unverändert bleibt oder ob es verlangsamt wird. Sie liesse sich vielleicht an sehr schnell wachsenden und dabei doch sich langsam krümmenden Ranken entscheiden. Doch ist es mir bisher nicht gelungen, solche zu finden. Für die Mechanik des Reactionsvorganges hat die Lösung dieser Frage übrigens nicht allzu viel Bedeutung. Er spielt sich in so kurzer Zeit ab, und mit derselben Regelmässigkeit an jungen Ranken wie auch an fast ausgewachsenen, dass die Verlangsamung des Wachsthums auf ihn keinen Einfluss haben kann.

Nach Beendigung der Einkrümmung hört das Wachsthum jedenfalls, wie ich gezeigt habe, eine Zeit lang ganz auf. Aus dieser Thatsache ist aber selbstverständlich nichts auf das Wachsthum an der Concavseite während des Reactionsvorganges zu schliessen.

Es liegt übrigens noch eine andere Möglichkeit vor, eine Beeinflussung des Wachsthums durch Contactreiz an der concaven Seite zu ermitteln. Ich zeigte, dass die Rückkrümmung durch eine wesentliche Verlängerung der Marken auf dieser Seite zu Stande kommt. An manchen Ranken nun beträgt dieser Zuwachs in 1—2 Minuten oft 1—2 %. Werden nun solche unterseits gereizt,

wenn die rückgängige Bewegung gerade ihre grösste Schnelligkeit erreicht hat, so bleibt das Wachsthum an der Concavseite fast sofort stehen und es beginnt eine neue Einkrümmung, hervorgerufen durch die charakteristische Wachsthumsbeschleunigung der Convexseite. Hier ein Beispiel:

Tabelle 16. *Sicyos angulatus.*

Die Ranke war gereizt worden und beginnt nun die Krümmung auszugleichen.
*! abermalige Reizung.

Minutenzahl	5	2,5	2,5	2 *!	2	10
T.	0	1	1,5	1	—**0,5**	0

Durch die Reizung war also jedenfalls das Wachsthum an der Concavseite aufgehoben worden. So interessant dieses Ergebniss auch ist, so scheint es mir doch nicht angängig zu sein, daraus ohne weiteres einen Schluss auf den Einfluss des Contactreizes auf das Wachsthum ungereizter Ranken an der Contactstelle zu ziehen.

Für die Peripherie der Convexseite scheint es mir dagegen keinem Zweifel zu unterliegen, dass während des Ausgleiches der Krümmung daselbst das Wachsthum völlig stillsteht: Es gelang mir niemals, auch wenn der Ausgleich Stunden in Anspruch nahm, den geringsten Zuwachs an den Marken festzustellen. —

Bei den nicht allseits reagirenden Ranken erfolgen auch die Krümmungen nach der Flanke, überhaupt sämmtliche Contactkrümmungen, die sich nach irgend einer Seite hin erzielen lassen, genau nach der beschriebenen Mechanik, wie ich mich durch eingehende Messungen überzeugt habe. Von dieser Regel machen auch die nach der Oberseite hin gerichteten, verhältnissmässig schwachen Krümmungen bei *Passiflora* keine Ausnahme.

Bei den Ranken jedoch, an denen selbst ein kräftiger Contact auf der Oberseite keinerlei Reaction hervorruft, wie bei denen vieler Cucurbitaceen, scheint dieser Reiz keinen Einfluss auf das Wachsthum zu haben, wenigstens habe ich an Ranken von *Pilogyne* und *Bryonia*, die durch 100 maliges kräftiges Hin- und Herreiben mit einem Stäbchen oberseits gereizt worden waren, niemals eine Beschleunigung oder Verlangsamung desselben beobachten können. Eine solche Reizung dauert nun freilich nur kurze Zeit. Es fragt sich also, ob nicht bei längerer Dauer des Contactes doch eine Veränderung der Wachsthumsintensität eintreten würde. Leider

gelang es mir nicht, diese Frage, die ein gewisses theoretisches Interesse besitzt, zu entscheiden. Junge, kräftig wachsende Ranken, die eine Stunde lang alle 5 Minuten kräftig gereizt wurden, ergaben schliesslich eine schwache Einkrümmung nach der Oberseite. Da aber auch schon fast ausgewachsene alte Ranken eine solche etwa in derselben Zeit ausführten, so wird man annehmen müssen, dass sich an jenen allmählich eine geringe Contactreaction einstellt, in derselben Weise, wie sie an den übrigen Seiten weit stärker erfolgt. —

Die Thatsachen, die bisher in diesem Abschnitt mitgetheilt sind, berechtigen nun zu folgenden Schlüssen:

1. Die von Darwin begründete, von Mac Dougal namentlich an *Passiflora coerulea* weiter ausgeführte, aber nicht durch Messungen bewiesene Auffassung, wonach die Rankenkrümmungen zu Stande kommen durch eine Verkürzung der Concavseite, ist nicht richtig. Die Gestaltsänderungen der Zellen auf der Concavseite, die letzterer Autor als Ursache der Krümmung ansah, sind offenbar nur deren Folge und beruhen auf einer Compression dieser Zellen, nicht auf activer Verkürzung.

2. Die Annahme von Sachs, die durch De Vries mit keineswegs einwandfreien Messungen bestätigt wurde, besitzt nur insofern eine gewisse thatsächliche Richtigkeit, als die convex werdende Seite während der Einkrümmung im Wachsthum absolut beschleunigt wird. Jedoch wird gerade ihr wesentlichster Punkt durch meine Beobachtung einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone während der Reaction als nicht zutreffend erwiesen. So wird also auch nicht, wie es nach dieser Ansicht sein sollte, die concave Seite im Wachsthum verlangsamt. Durch Messungen kann man sich vielmehr davon überzeugen, dass die Zonen dieser Seite bis nahe zu ihrer Peripherie ebenfalls noch eine vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung erfahren.

3. Die Krümmungen der Ranken werden nur verständlich mit der Annahme einer Reizleitung von der Contactstelle nach der sich verlängernden Convexseite. Auf die hieraus zu ziehenden Folgerungen soll jedoch erst in dem theoretischen Abschnitt eingegangen werden. —

Die haptotropen Krümmungen an den Blattstielen der sog. Blattstielkletterer, sowie diejenigen von *Phycomyces* habe ich, wie schon in der Einleitung erwähnt, vorläufig nicht untersuchen

können. Jedoch dürfte man wohl mit der Annahme nicht fehlgehen, dass auch bei ihnen die Krümmung durch ein beschleunigtes Wachsthum der convex werdenden Seite herbeigeführt wird.

B. Gleichzeitige Reizung antagonistischer Seiten.

Bisher wurde stets nur eine Seite gereizt. Im vorigen Abschnitt ist nun gezeigt worden, dass bei gleichstarker Reizung einander gegenüberliegender Seiten jede Reaction unterbleibt, bei den allseits reagirenden sowohl wie bei den nicht allseits reagirenden Ranken. Von vornherein ist selbstverständlich nicht zu übersehen, wie das Wachsthum durch solche Reizung beeinflusst wird, weshalb diese Frage eingehend untersucht wurde. Es wurden für die Versuche sowohl junge, noch stark wachsende Ranken, als auch alte, fast ausgewachsene ausgewählt und stets an nicht gereizten Rankenpartien Controlmarken gemessen.

1. Allseits reagirende Ranken.

In allen weiterhin mitgetheilten Tabellen sind die Zuwachse nicht in Stundenprocente umgerechnet worden, da es auch ohne dies leicht ist, sie zu vergleichen.

Tabelle 17. *Cobaea scandens.*

Jugendliche Ranke, ein Markenpaar (A) am letzten Glied, ein anderes (B) am vorletzten Glied des Rankenhauptastes.

Temperatur 25—26°. A bei * 13 Mal zwischen 2 Pinseln durchgezogen.

	Stundenzahl	0^{45}	0^{45}	1^{30}	*	0^{30}	0^{17}	0^{15}	0^{20}	0^{20}	0^{15}
Zuwachs	A. (82)	2,5	2	7	*	**1**	1,5	1,5	0,5	0,5	2
	B. (84)	2	1	3,5		0,5	1	0,5	0	0	1,5.

Tabelle 18. *Cobaea scandens.*

Jugendliche Ranke, ein Markenpaar (A) in der Mitte, ein anderes an dem unteren Ende des vorletzten Gliedes des Rankenhauptastes. Temperatur 24—25°. A bei * 70 Mal nacheinander mit einem Holzstäbchen auf beiden Seiten hin- und hergerieben.

	Stundenzahl	1^{25}	*	0^{30}	0^{15}	1^{10}	1^{10}
Zuwachs	A. (92,5)	6,5	*	**1**	1,5	1,5	7
	B. (70)	4		1	0	2	4,5.

Tabelle 19. *Cobaea scandens.*

Alte Ranke, Markenpaare A und B wie in Tab. 18. Temperatur 25°. A bei * beide Seiten 5 Mal mit Holzstäbchen hin- und hergerieben.

	Stundenzahl	3^{00}	*	0^{15}	0^{15}	1^{00}
Zuwachs	A. (100,5)	0	*	**0**	0	0
	B. (99)	0		0	0	0

Tabelle 20. *Actinostemma paniculatum.*

Junge Ranke 10 cm lang, Marke am Hauptast, 2 cm von der Gabelung entfernt, bei * 30 Mal mit Stäbchen beide Seiten hin- und hergerieben. Temperatur 24—25°.

Stundenzahl	0^{45}	0^{35}	*	0^{15}	0^{30}	0^{30}
Zuwachs (100)	3	1,5	*	**0,5**	0,5	0

Tabelle 21. *Actinostemma paniculatum.*

Alte Ranke 14 cm lang, Markenpaar A 1,5 cm, B 3,2 cm von der Gabelung entfernt. A bei * 20 Mal mit Stäbchen beide Seiten hin- und hergerieben. Temperatur 24—25°.

	Stundenzahl	1^{00}	*	0^{15}	0^{30}	1^{00}
Zuwachs	A. (107)	0	*	**0**	0	0
	B. (114)	0		0	0	0.

Tabelle 22. *Cissus discolor.*

	Anzahl der Theilstriche vor der Reizung	20 Min. nach derselben	
Ranke No. 1	126	126	50 Mal zwischen Pinsel durchgezogen.
No. 2	108	108	
No. 3	134,5	134,5	50 Mal beide Seiten mit Stäbchen hin- und hergerieben.
No. 4	115	115	

Aus diesen und anderen Versuchen, auch mit *Lathyrus Aphaca*, geht also hervor, dass eine transitorische, gleichmässig über den ganzen Querschnitt vertheilte Wachsthumsbeschleunigung nach allseitiger Reizung nicht eintritt, ebensowenig eine Verkürzung. Auf die Prüfung dieser Frage verwendete ich viel Mühe. Niemals gelang es mir aber, ein anderes Ergebniss zu erhalten, gleichgültig, ob die Reizung beider Seiten gleichzeitig zwischen Dachshaarpinseln oder nacheinander mit einem Stäbchen oder durch oftmaliges, aber abwechselndes je einmaliges Reiben auf je einer der beiden Seiten erfolgte, ebenso ob der Impuls stark oder schwach war. Bemerkenswerth ist namentlich auch das Verhalten der jugendlichen, noch in kräftigem Wachsthum befindlichen Ranken: an ihnen schreitet das Wachsthun nach der Reizung annähernd in gleichem Maasse fort wie vor derselben, als sei nichts geschehen (vergl. Tab. 17, 18, 20). Eine Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachsthums tritt auch nicht längere Zeit nach erfolgter Reizung noch ein (vergl. Tab. 17). Ist der Contact auf beiden Seiten nicht völlig gleich ausgefallen, so dass eine gewisse Krümmung zu Stande kommt, so erfolgt die Mechanik derselben doch ganz in der schon früher beschriebenen Weise ohne sichtbare Verlängerung der concaven Seite.

2. Nicht allseits reagirende Ranken.

Sie lieferten in jeder Hinsicht dieselben Ergebnisse wie die allseits reagirenden Ranken. Es ist also durchaus berechtigt, wie es im vorigen Abschnitt geschehen, zu sagen, dass die Reaction durch oberseitigen Contact gehemmt wird.

Tabelle 23. *Passiflora coerulea.*

Junge Ranke, Markenpaar A bei * auf Ober- und Unterseite 4 Mal hin- und hergerieben. Temperatur 26°.

	Stundenzahl	0^{20}	* 0^{15}	0^{15}	0^{17}	0^{14}
Zuwachs	A. (137,5)	1,5	* **2**	0,5	1,5	0,5
	B. (131)	2	1,5	0,5	2	1

Tabelle 24. *Passiflora coerulea.*

Junge Ranke, wie bei Tab. 23. Temperatur 23—24°.

	Stundenzahl	0^{15}	0^{15}	0^{15}	* 0^{15}	0^{15}
Zuwachs	A. (133)	1	1	1	* **1**	1
	B. (143)	1	2	1	1	1

Tabelle 25.

Alte Ranken von		Anzahl der Theilstriche vor der Reizung	15—20 Min. nach derselben.
Passiflora coerulea	No. 1	116	116
	No. 2	128	129
Bryonia dioica	No. 1	127	127
	No. 2	120	120,5
Pilogyne suavis	No. 1	99	99

Das im Theile B dieses Abschnittes Mitgetheilte lässt sich also kurz in die Worte zusammenfassen:

Reizung antagonistischer Seiten verändert bei allen Ranken, allseits reagirenden wie nicht allseits reagirenden, das Wachsthum nicht in nachweisbarer Weise. Auch tritt eine Verkürzung nicht ein. Reizung der Oberseite bewirkt bei den letzteren thatsächlich eine Hemmung der nach der Unterseite sich einstellenden Krümmungen und des mit ihnen verbundenen Wachsthums.

Abschnitt IV.

Beziehungen zwischen Einkrümmung und Rückkrümmung.

Zur näheren Aufhellung des gesammten Reaktionsvorganges erschien es wünschenswerth, der Frage noch etwas nähere Aufmerksamkeit zuzuwenden, welche Beziehungen zwischen der Einkrümmung und der Rückkrümmung, sowie zwischen den entsprechenden Wachsthumsbeschleunigungen bestehen. So habe ich denn zunächst festzustellen gesucht, in welcher Weise den Ranken aufgezwungene Krümmungen ausgeglichen werden, sodann, was geschieht, wenn man Ranken reizt, die an der Ausführung einer Krümmung gehindert sind.

A. Ausgleich mechanischer Biegungen.

Pfeffer (I. S. 489) hat darauf hingewiesen, dass die meisten Ranken sehr plastisch sind und dass in Folge dessen mechanische Biegungen, die man ihnen aufzwingt, zum grössten Theil zunächst erhalten bleiben und erst nach einiger Zeit (bei *Sicyos* z. B. in einer Stunde) wieder rückgängig gemacht werden. Sie gleichen sich „immer in analoger Weise aus, gleichviel ob die reizbare Flanke die Convexität oder die Concavität der Krümmung bildet.“ Doch wirken selbst weitgehende Biegungen nach ihm nicht wie ein Contactreiz.

Mit feuchten Gelatineglasstäben, die Pfeffer verwendet hat, ist es mir nur selten gelungen, den Ranken stärkere Krümmungen aufzuzwingen. Dagegen bewährte sich ein anderes, sehr einfaches Verfahren: Die Ranken wurden an der nicht reactionsfähigen Oberseite an zwei Stellen mit je einem Finger berührt und nun kräftig eingebogen. Da der durch den Finger ausgeübte Reiz, wie in Abschnitt II gezeigt wurde, sich höchstens $^1/_2$ cm weit fortpflanzt, so war anzunehmen, dass durch diese Reizung eine über $^1/_2$ cm von der Berührungsstelle hervorgerufene Biegung nicht würde beeinflusst werden. Thatsächlich habe ich keine Unterschiede in dem Verhalten von Krümmungen wahrgenommen, die mit Gelatineglasstäben oder durch Fingerdruck zu Stande gebracht waren. Diese Methode bewährte sich auch bei Biegungen nach der Oberseite hin, wenn man das eben Gesagte berücksichtigt. Doch wurden zunächst

nur solche nach der Unterseite ausgeführt und zwar in dem gegen Contact reactionstüchtigsten Theil der Ranken von *Sicyos*, *Bryonia*, *Pilogyne* und *Passiflora*.

Ich kann die Angaben Pfeffer's durchaus bestätigen. Die Krümmung bleibt zunächst grossentheils bestehen. Nach einiger Zeit der Ruhe beginnt aber eine Rückkrümmung. Es ist nun höchst auffallend, dass diese bei den verschiedenen Arten und den Ranken verschiedenen Alters etwa zu der Zeit beginnt, wo eine an einer Controllranke mit der Biegung gleichzeitig ausgeführte und gleichstarke Contactkrümmung ebenfalls sich auszugleichen anfängt. Auch die Zeit, die die Geradstreckung in Anspruch nimmt, ist für beide Vorgänge auffallend übereinstimmend. Auf die Ausgleichung der Biegung folgt fast stets eine gewisse Ueberkrümmung nach der Gegenseite hin, der vergleichbar, die in stärkerem Masse Baranetzky (I, p. 151 ff.) kürzlich bei der Ausgleichung mechanischer Biegungen an Sprossen nachgewiesen hat. Auch sie wird nach einiger Zeit wieder rückgängig gemacht. Sie pflegt etwas stärker zu sein als die, die sich beim Ausgleich von Contactkrümmungen gewöhnlich einstellt.

Um in die Veränderungen der Länge von Convex- und Concavseite während der Biegung sowie in die Mechanik der Ausgleichung einen Einblick zu gewinnen, wurden wieder in bekannter Weise Markenpaare gemessen. Ich gebe einige Beispiele. * bedeutet den Augenblick der Biegung. Für das Uebrige vergl. man p. 569.

Tabelle 26. *Passiflora gracilis*.

	No. 1. Ranke 14,5 cm lang. Biegungsstelle 4 cm von der Spitze entfernt. Temperatur 25/26°. K-Radius 6 mm.						No. 2. Ranke 15,5 cm, Biegungsstelle 3 cm von der Spitze entfernt. Temperatur 25/26°. K-Radius 8 mm.					
Stundenzahl	1^{00}	* 0^{04}	0^{10}	0^{20}	0^{15}	0^{30}	1^{00}	* 0^{01}	0^{20}	0^{25}	0^{15}	0^{30}
Convex-Seite T.	(112,5) 0,5	**7**	0	0	0	2	(123,5) 0,5	**5**	0	0	0	0
Concav-Seite T.	(127) 0,5	—2,5	0	**6**	**3**	2	(107) 0,5	—1	0	**4**	**1**	1

Tabelle 27.

	Bryonia dioica. Ranke 16 cm lang. Biegungsstelle 2,5 cm von der Spitze entfernt. Temperatur 23/24°. K-Radius 6 mm.					*Sicyos angulatus.* Ranke 18 cm lang. Biegungsstelle 3 cm von der Spitze entfernt. Temperatur 21/22°. K-Radius 5—6 mm.					
Stundenzahl	1^{00}	* 0^{01}	0^{20}	0^{25}	0^{15}	* 0^{01}	0^{15}	0^{05}	0^{05}	0^{05}	0^{05}
Convex-Seite T.	(139) 2	**9**	0	0	2	(139) **4**	0	0	0	0	0
Concav-Seite T.	(130) 1	—2	0	**9**	**4**	—0,5	0	**2**	**1,5**	**0,5**	0

Aus diesen Tabellen geht Folgendes hervor: Die mechanische Einbiegung bewirkt eine sehr bedeutende bleibende Verlängerung der Rankenoberseite, wohl hervorgerufen durch eine Dehnung der Membranen über die Elasticitätsgrenze; die Unterseite wird dagegen ein wenig verkürzt. Diese Verkürzung ist nur wenig grösser als die bei Contactkrümmungen. Durch die Biegung erfährt also die Mittelzone eine bedeutende bleibende Verlängerung. Die Ausgleichung der Krümmung kommt genau so wie die einer Contactkrümmung zu Stande, d. h. durch ein transitorisch beschleunigtes Wachsthum der Mittelzone: Die Marken auf der Concavseite entfernen sich sehr bedeutend von einander, die Convexseite aber nimmt ihr Wachsthum erst dann wieder auf, wenn die Krümmung völlig rückgängig gemacht ist. Die Wachsthumscurven für die Ausgleichung der mechanischen Biegungen und der Contactkrümmungen haben also die grösste Aehnlichkeit. Das gilt nach den Beobachtungen von Czapek (I, p. 320 ff.) und Baranetzky (I, S. 143 ff.) auch für die anderen tropistischen Krümmungen, z. B. von Sprossen.

Weiterhin möchte ich aber ganz besonders darauf hinweisen, dass mechanische Biegungen in der unteren Hälfte des Rankenkörpers viel längere Zeit zu ihrer Ausgleichung brauchen als solche in der oberen. Ich zeigte nun in Abschnitt I, dass das Wachsthum in dieser geringer ist als in jener. Ebenso wie die Reactionsfähigkeit gegen Contact so ist also auch die Fähigkeit zum Ausgleich mechanischer Biegungen in hohem Maasse von der Intensität des Wachsthums unabhängig. Schwer ist es natürlich zu entscheiden, ob diese Thatsache durch eine höhere Empfindlichkeit der bei Contact reactionsfähigen Zone gegen mechanische Biegungen zu erklären ist oder ob dieser Theil der Ranken nur die Eigenschaft

besitzt, trotz seiner nicht grösseren Empfindungsvermögens leichter durch eine transitorische Beschleunigung des Wachsthums einen Ausgleich herbeizuführen. Mechanische Biegungen nach der Oberseite nicht allseits reagirender Ranken *(Passiflora gracilis, Sicyos)* brauchen zu ihrer Ausgleichung meist etwas längere Zeit[1]) als solche nach der Unterseite, doch ist die Mechanik nicht verschieden. Bei den allseits reagirenden Ranken dagegen werden Biegungen auf allen Seiten gleich schnell rückgängig gemacht.

Es schien weiterhin nicht ohne Interesse, festzustellen, ob auch durch mehrfaches Hin- und Herbiegen nach antagonistischen Seiten, wobei die Ranke schliesslich gerade belassen wird, eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung veranlasst wird. Zu diesen Versuchen verwendete ich *Passiflora coerulea.* Die Cucurbitaceenranken blieben vielfach nicht gerade, sondern vollführten nach Beendigung der Biegungen eine starke Krümmung nach der Unterseite (vergl. dazu Anm. 1). Verbunden ist mit dem Hin- und Herbiegen eine bleibende Verlängerung der Mittelzone, die 2—4 % betragen kann und wohl durch passives Wachsthum, als Folge der Biegungen, bewirkt wird. Eine active Wachsthumsbeschleunigung des gesammten Querschnitts folgt darauf in den nächsten Minuten nicht. Eine solche habe ich auch in den folgenden Stunden nicht mit Sicherheit nachweisen können. Doch dürfte es sich vielleicht empfehlen, diese Frage nochmals, namentlich bei *Passiflora gracilis,* in Anbetracht späterhin mitzutheilender Thatsachen, in Angriff zu nehmen. Es wird aber wohl aus mancherlei Gründen sehr schwierig, wenn nicht unmöglich sein, eine Entscheidung herbeizuführen.

B. Reizung von Ranken, die an der Krümmung gehindert sind.

Mehrere Methoden wurden in Anwendung gebracht, um die Ranken an einer Krümmung zu hindern, von denen sich aber nur eine in weiterem Umfange bewährte. Zunächst schien für diesen Zweck wieder die Gelatine verwendbar. Ein Theil der reactionsfähigen Rankenzone wurde, die Oberseite nach unten, zwischen zwei hori-

---

1) Bei Cucurbitaceenranken beobachtete ich gelegentlich, dass Biegungen nach der Oberseite schon nach 2—3 Minuten wieder ausgeglichen wurden und eine Einkrümmung nach der Unterseite eintrat. Sollten diese Biegungen manchmal als „Contactreiz" empfunden werden?

zontale Objectträger gelegt, die beide zuvor mit einer Schicht von 10 % Gelatine überzogen worden waren und von denen der eine ausserdem eine kreisförmige Oeffnung von etwa 1/2 cm Durchmesser besass. Das Gewicht des einen Trägers genügte, um die Ranke dauernd gerade zu erhalten. In dem Theil der Ranke, die sich unter der Oeffnung befand, wurden nun zwei Tuschemarken angebracht, deren Entfernung gemessen und nach einiger Zeit, nachdem ich mich davon überzeugt hatte, dass das Wachsthum durch die Einlagerung zwischen die Gelatine nicht beeinflusst worden war, durch Contact gereizt. Die Ergebnisse regten nicht zu einer Fortführung der Versuche an, da die Ranken sich an der markirten Stelle nach dem Aufenthalt zwischen der Gelatine als unempfindlich oder wenigstens reactionsuntüchtig erwiesen. Die Ursachen dafür wurden nicht weiter verfolgt.

Ich nahm nun weiterhin von einer Festlegung grösserer Rankenzonen völlig Abstand und legte die Ranken einfach an einer Stelle der Oberseite und an einer nicht allzu fern von ihr gelegenen der Unterseite mit je einem Gelatineglasstab fest und reizte weiterhin zwischen beiden. Einige Male erhielt ich brauchbare Ergebnisse, fast stets aber glitten die gereizten Ranken seitlich von den Stäben ab und vollführten eine starke Krümmung. Immerhin liess sich diese Methode zu einer Controlle der später auf andere Weise gewonnenen Thatsachen benutzen.

Von der Verwendung der Gelatine wurde nun ganz Abstand genommen, schon deshalb, weil sie bei höheren Temperaturen (25—30°), wie sie sich zur Fortführung dieser Versuche als wünschenswerth erwiesen, sehr erweicht wird, ja sogar zu schmelzen beginnt. Ich verhinderte nun die Krümmungen durch den Zug kleiner Gewichte. Zu dem Zwecke brachte ich etwa 1/2 mm von der Rankenspitze entfernt eine Schlinge aus einem 1—2 mm breiten Streifen weichen Raphiabastes an, der mit einem über eine Rolle geleiteten Zwirnfaden zur Befestigung des Gewichtes verbunden wurde. Die Schlinge konnte, ohne die Ranke zu durchschneiden, so fest angezogen werden, dass sie selbst beim Anhängen von 30—50 g nicht von ihr abglitt. Auch machte es keine Schwierigkeit, das eine Ende der Schlinge so zu orientiren, dass es in Richtung des Rankenkörpers fiel, wodurch beim Anbringen des Gewichtes jede Knickung oder Biegung der Ranke vermieden wurde. Es empfahl sich, an der Befestigungsstelle der Schlinge auf die Ranke einen eingeknickten kleinen Streifen von Filtrir-

papier zu hängen, der dauernd durch einen Wassertropfen nass gehalten wurde.

Die Ranken sind gegen solche Eingriffe ziemlich unempfindlich. Ich überzeugte mich oftmals davon, dass eine Decapitation der Rankenspitze die Empfindlichkeit gegen Contact und das Reactionsvermögen nur auf einer Strecke von etwa $^1/_2$ bis höchstens 1 cm für eine Zeit lang aufhebt, während im übrigen Theil der Ranke Contactkrümmungen noch ebenso zu Stande kommen und ausgeglichen werden wie vor der Decapitation. Freilich tritt in Folge der letzteren bei den Cucurbitaceen in $^1/_2$ cm Entfernung von der Wunde, wie schon p. 562 erwähnt, eine starke Krümmung ein, die aber nach einiger Zeit, etwa nach einer Stunde, wieder ausgeglichen ist. Bei den Passifloren erstreckt sie sich sogar über viele Centimeter von der Wunde aus, ohne dass dadurch das Reactionsvermögen gegen Contactreize aufgehoben wäre. Aus dem Gesagten ergiebt sich also, dass man die mit Schlinge und Gewicht versehenen Ranken zunächst einige Zeit, 1—2 Stunden, stehen lassen muss, ehe man den Versuch beginnt, sowie, dass es sich empfiehlt, die Markenpaare mindestens 1 cm von der Schlinge entfernt anzubringen. Wie durch die Gewichte das Längenwachsthum ungereizter Ranken beeinflusst wird, habe ich nicht untersucht. Jedenfalls wird es nicht aufgehoben. Eine Reihe von Versuchen lehrte, dass bei dünnen Ranken schon 1—2 g, bei dickeren, so denen von *Passiflora coerulea*, 3-4 g genügen, um eine Contactkrümmung völlig aufzuheben, vorausgesetzt, dass man die Reizung nicht auf eine zu kleine Strecke beschränkt: es ist nöthig, beiderseits der Marken etwa $^1/_2$—1 cm zu reizen. Durch eine Messung vor und nach dem Anhängen eines solchen Gewichtes konnte ich feststellen, dass durch dasselbe die Ranke nicht nachweisbar gedehnt wird[1]). Zu den nun zu beschreibenden Versuchen eignen sich in erster Linie die Ranken der Passifloren, weniger die der Cucurbitaceen, weil diese bei günstiger Temperatur in dem zwischen

1) An den sehr dünnen Ranken von *Passiflora gracilis* tritt bei Belastung mit 4—6 g meist noch keine nachweisbare Dehnung in den vorderen gegen Contact reactionsfähigen Theilen ein. Eine solche beginnt in der Regel erst bei einem Zug von 5—7 Atmosphären (ca. 6—9 g). An einer 18 cm langen Ranke betrug bei 9,5 Atmosphären die Dehnung in einer 3,5 cm von der Spitze entfernten Zone z. B. etwa 5 %. Bei höherer Belastung kann die Dehnung bis auf 12—20 % gesteigert werden, ehe ein Zerreissen eintritt. Entfernt man bei geringerer oder grösserer Dehnung die Gewichte, so bleibt der grösste Theil der Verlängerung dauernd erhalten, die Zellmembranen werden also wohl durch den Zug über die Elasticitätsgrenze gedehnt. Das Tragmodul ist jedenfalls sehr gering.

Basis und Schlinge gelegenen Rankentheil schon nach einigen Stunden, jene dagegen erst nach längerer Zeit, beim Aufheben des Gewichtes das Bestreben erkennen lassen, sich spiralig einzurollen. Worin die Ursache dafür zu suchen ist, ob im Zuge des Gewichtes oder im Druck der Stütze oder im Contact, wurde vorläufig nicht untersucht.

Bei den in der beschriebenen Weise mit Gewicht versehenen Ranken wird nun also jede Contactkrümmung aufgehoben, nicht aber das Bestreben zu einer solchen: Entfernt man einige Minuten nach der Reizung das Gewicht, so tritt bei allen Ranken sofort eine Schnellbewegung ein und mit ihr eine mehr oder weniger starke Krümmung. Dieselbe verschwindet wieder bei abermaligem Anhängen des Gewichtes. Dieses Krümmungsbestreben bleibt aber nicht dauernd erhalten: es wird vielmehr allmählich rückgängig gemacht etwa in derselben Zeit, in der eine thatsächlich ausgeführte Contactreaction sich wieder ausgleicht. Durch abermalige Reizung kann es jeder Zeit wieder hervorgerufen werden. Dass sich an Organen, die an einer Reizkrümmung gehindert werden, gleichwohl in Folge einer Reizung ein solches Krümmungsbestreben geltend macht, ist, wie es scheint, eine ganz allgemeine Erscheinung, für Geotropismus z. B. wurde solches schon von Hofmeister (I, p. 183) sichergestellt.

Zur Ermittelung der Wachsthumsbeeinflussung wurden wieder Messungen angestellt. Es ist zweckmässig, die Marken, wie es in den mitgetheilten Versuchen geschehen, auf der Oberseite der Ranken anzubringen, und unbedingt erforderlich, während der ganzen Dauer der Versuche die Gewichte auch nicht vorübergehend abzuhängen, da dadurch, wie ich noch zeigen werde, falsche Ergebnisse vorgetäuscht werden. Die bei der Ablesung sich einstellenden Fehler (etwa 0,2—0,3 Theilstriche) sind hier noch kleiner als früher, da das Mikroskop und die horizontal ausgespannte Ranke dauernd an demselben Platz belassen werden können.

Tabelle 28. *Passiflora gracilis.*

Ranke 16 cm. Gewicht 2,5 g. Marken 2 cm v. Spitze entfernt. Durchm. d. Ranke daselbst ca. 0,4 mm. 2 mal kräftig gereizt. Temp. 23/24°. Zuwachs einer Controllmarke in d. 2^{20} 0,5 T.

Stundenzahl	1^{20}	*	0^{05}	*	0^{05}	0^{15} 1)	0^{10}	0^{10}	0^{15}
	(124)								
Zuwachs T.	0,5		1,5		1	0	1	1	0
Σ			2,5				2		

1) Eine gleichzeitig gereizte Controllranke ohne Gewicht beginnt die Krümmung auszugleichen.

Tabelle 29. *Passiflora gracilis.*

Ranke 13 cm lang. Gewicht 2,5 g. Marken 2 cm von Spitze entfernt. Durchm. der Ranke daselbst ca. 0,4 mm. Temp. 22°.

Stundenzahl	0^{15}	*	0^{05}	0^{20}	0^{20}	1^{00}
(112,5) Zuwachs T.	0		**1,5**	0	**1,5**	1

Wie aus diesen Tabellen ersichtlich, bewirkt also die Reizung auch bei den an einer Reaction gehinderten Ranken eine gewisse Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone, die aber geringer ist als die, die sich bei ermöglichter Krümmung einstellt. Sie beträgt bei einmaliger starker Reizung nicht mehr als 1 bis höchstens 2%, kann jedoch durch wiederholten kräftigen Contact bedeutend erhöht werden (vergl. dazu auch die Ausführungen im Abschnitt VII!). Diese Beschleunigung kommt zu Stande durch ein actives Wachsthum der oberen und durch ein z. Th. wenigstens passives der unteren Seite, wie aus dem Auftreten der Schnellbewegung bei Aufhebung des Gewichtes unmittelbar hervorgeht. Durch Messungen habe ich mich auch davon überzeugt, dass die bei Bewegungshemmung auftretende Verlängerung der Markenpaare auf der Unterseite nach Ausführung der Schnellbewegung wieder fast ganz verschwunden ist. Die gemessene Verlängerung der Mittelzone kann nur die Folge des Contactes, nicht aber durch das angehängte Gewicht bedingt sein, da sie auch an solchen Ranken eintritt, die durch Gelatineglasstäbe an der Krümmung gehindert sind, und da sie auch bei grösserem Gewicht (5—6 g) nicht grösser ausfällt als bei kleinerem (2—3 g).

Diese Versuche mit gehemmter Krümmung geben also zunächst nochmals einen schlagenden Beweis dafür, dass der Contact thatsächlich eine Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone herbeiführt, falls es eines solchen überhaupt nochmals bedurft hätte. Dass sie bei Hemmung der Krümmung geringer ist als sonst, kann verschiedene Ursachen haben. Erstlich könnte der Zug der Gewichte solches bewirken, sodann wäre es aber auch denkbar, dass die Energie, die das Gewicht durch seinen Zug entfaltet, nicht ausreicht, um die Unterseite um mehr als 1—2% zu dehnen.

Auf diese erste Beschleunigung folgt eine Zeit des Wachsthumsstillstandes, sodann aber macht sich eine zweite Wachsthums-eschleunigung der Mittelzone geltend, die etwa zur gleichen eit beginnt, wie die zweite Beschleunigung an Controllranken, die cht an der Reaction gehindert sind. Sie erreicht meist nicht

völlig die Höhe der ersten Beschleunigung. Ist sie beendigt, so führt die Ranke beim Aufheben des Gewichtes nicht mehr oder nur noch in geringem Maasse die Schnellbewegung aus und ist auch gleichzeitig die Controllranke wieder gerade geworden. Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese zweite Wachsthumsbeschleunigung der Rückkrümmung oder der Ausgleichung des Krümmungsbestrebens entspricht. Ich stellte sie in 11 von 13 Versuchen bei *P. gracilis* in augenscheinlichster Weise fest. Auch für sie ist es aus den für die erste Wachsthumsbeschleunigung angegebenen Gründen unmöglich, die Ursache lediglich in einer weiteren Dehnung durch das angehängte Gewicht zu suchen. Auch kann sie nicht lediglich dadurch zu Stande kommen, dass durch eine allmähliche weitere Entspannung der Zellen auf der Oberseite die Turgorkraft derselben und der Zug des Gewichtes weiter gegen die Unterseite gelenkt wird, schon deshalb nicht, weil ja die Schnellbewegung während dieser Zeit allmählich zurückgeht.

Aus allem geht also soviel hervor, dass man die zweite Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone nur verstehen kann mit der Annahme, dass die negativ gespannten Zellen der Unterseite anfangen, sich zu entspannen, d. h. zu wachsen. Die Zellen der Oberseite, die in Folge des Contactes, wie aus der Schnellbewegung bei Entfernung des Gewichtes ersichtlich ist, unter Druckspannung stehen, und das Bestreben haben, sich weiter auszudehnen, dürften dem nunmehr einsetzenden Wachsthum der Unterseite vielleicht nur passiv folgen. Wie weit in der Mittelzone das Wachsthum noch activ oder passiv während der zweiten Beschleunigung vor sich geht, lässt sich wohl kaum entscheiden.

Aus den mitgetheilten Versuchen kann man also entnehmen, dass auch bei Hemmung einer Contactkrümmung bei *Passiflora gracilis* zweimalig eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung eintritt, die getrennt sind durch eine Zeit völligen Wachsthumsstillstandes. Die erste geht parallel der Ausbildung des Krümmungsbestrebens, die zweite dem Ausgleich desselben. Aehnliches gilt für *P. coerulea.* Doch ist es mir bei dieser Art nicht in allen Fällen gelungen, die zweite Beschleunigung nachzuweisen. Es ist immerhin möglich, dass dies darin seine Ursache hat, dass bei ihr Contactkrümmungen überhaupt sehr langsam ausgeglichen werden, und sich die Verlängerung, die ja nur wenige Theilstriche beträgt, so der Beobachtung entzieht. Gerade deshalb wählte ich die Ranken von

P. gracilis, die sich namentlich in günstigen Temperaturen durch schnelle Rückkrümmung auszeichnen.

Weniger glücklich war ich bei den Cucurbitaceen, von denen ich die schnell rückregulirenden Ranken von *Sicyos* und die dicken Ranken von *Bryonia* untersuchte. Bei ihnen fällt schon die erste Beschleunigung (1—1,5 %) und damit die Schnellbewegung bei starker Reizung sehr gering aus. Es scheint, dass diese Ranken für Hemmung der Krümmung sehr empfindlich sind. Eine zweite Beschleunigung konnte ich in keinem Fall, weder für *Sicyos*, noch auch für *Bryonia* sicher erweisen, obwohl das Krümmungsbestreben auch bei ihnen allmählich verschwindet. Das Ausbleiben einer solchen hat vielleicht darin seinen Grund, dass schon die erste so gering ist, sodann auch wohl darin, dass diese Ranken gegen die Gewichte empfindlicher sind als die der Passifloren. Genügend eingehende Versuche werden aber vielleicht auch hier das Vorhandensein einer zweiten Beschleunigung erkennen lassen.

Ueber die Wirkungen dauernden Contactes auf Ranken, die an der Krümmung gehindert sind, werde ich erst in Abschnitt VII berichten.

Von Interesse würde es auch sein, festzustellen, ob bei *Passiflora gracilis* eine zweite Wachsthumsbeschleunigung eintritt, nachdem man eine mechanisch aufgezwungene Biegung durch ein Gewicht wieder ausgeglichen hat. —

Auf p. 591 habe ich schon darauf hingewiesen, dass man während der Messungen das Gewicht nicht vorübergehend abhängen darf, um nicht falsche Ergebnisse zu erhalten. Ich beobachtete nämlich, dass, wenn man vorübergehend die angestrebte Schnellbewegung sich vollziehen lässt, sie sodann aber wieder durch Anhängen des Gewichtes ausgleicht, nicht sofort, wohl aber nach einigen Minuten eine Verlängerung der Markenpaare eintritt, die 1—2 % betragen und bis zu 3—4 % anwachsen kann, wenn man die Schnellbewegung mehrmals hintereinander erfolgen lässt. Es scheint also, dass durch diese und ihren gewaltsamen Ausgleich ebenfalls ein Reiz geschaffen wird, der zu einer neuen transitorischen Wachsthumsbeschleunigung die Veranlassung giebt. Dass dem wirklich so ist und dass dadurch eine Verstärkung der Krümmung angestrebt wird, davon habe ich mich durch zahlreiche Versuche überzeugt. An Ranken, die eine locale Contactkrümmung ausgeführt hatten, wurde diese durch Zug ausgeglichen. Nach Aufhebung des Zuges wurde durch eine Schnellbewegung nur ein Theil

der Krümmung wiederhergestellt. Nach 2—3 Minuten aber machte sich nun eine sehr bedeutende Verstärkung der Krümmung geltend, die die erste weit überschritt, so namentlich bei *Passiflora gracilis* und *coerulea*, in schwächerem Maasse auch bei *Pilogyne suavis*; bei *Sicyos* unterblieb sie dagegen ganz. Ob der Reiz, durch den diese Verstärkung veranlasst wird, irgendwie mit dem Contact zu vergleichen ist, ist natürlich mehr als zweifelhaft, wissen wir doch jetzt, dass die Ranken bei Einwirkung sehr verschiedener Reizursachen Krümmungen ausführen (vergl. dazu auch Anm. 1 auf p. 590). —

Die theoretischen Folgerungen, die sich aus den in diesem Abschnitt mitgetheilten Thatsachen ableiten lassen, finden sich in dem theoretischen Abschnitt zusammengestellt.

Abschnitt V.

Beziehungen des Turgors zu den Reizkrümmungen der Ranken.

Im Abschnitt III ist der Nachweis erbracht worden, dass das Wesentliche in der Mechanik der Reizkrümmungen eine Wachsthumsbeschleunigung, vor allem der convex werdenden Seite, ist. Schon von De Vries wurde die Frage aufgeworfen, ob bei dieser Verlängerung zunächst eine Erhöhung des Turgors von Bedeutung ist oder ob vom ersten Beginn der Krümmung an die Verlängerung sogleich und ausschliesslich auf Membranwachsthum beruht. Zur Stellung dieser Frage wurde dieser Autor wohl vor allem durch die Schnelligkeit, mit der die Reaction abläuft, veranlasst. Seine in mehreren Arbeiten (II—VI) niedergelegten Untersuchungen hatten folgendes Ergebniss (V, p. 515): „Die Bewegungen der Ranken . . . werden durch Zunahme der Turgorausdehnung auf der Oberseite veranlasst. Der Verlängerung durch Erhöhung des Turgors folgt erst bei der Ueberschreitung einer gewissen Grenze Wachsthum.“ Bekanntlich hatte De Vries diese Ansicht für alle Reizkrümmungen durchzuführen gesucht. Doch gehört es schon längst der Vergangenheit an, dass durch Kraus (I), Wortmann (I) und Noll (I) der Nachweis von der Unrichtigkeit einer solchen Verallgemeinerung erbracht worden ist. Nicht einwandfrei sind dagegen die Experimente der beiden letztgenannten Autoren (Wortmann I, p. 835, Noll I, p. 523), mit denen sie die Un-

richtigkeit der De Vries'schen Angaben für die Ranken meinten erweisen zu können.

De Vries (II—VI) hatte geglaubt, über den Turgor durch Plasmolyse abgeschnittener Ranken in 20% Kochsalzlösung Aufschluss erhalten zu können. Aehnliche Versuche waren weiterhin von O. Müller (I, p. 108 ff.), Wortmann (I, p. 835), Leclerc du Sablon (I, p. 34 ff.), Noll (I, p. 523) und Mac Dougal (III, p. 382 ff.) angestellt worden, mit sehr verschiedenem Erfolg: bald sollte die Krümmung bei der Plasmolyse ganz zurückgehen (De Vries, Leclerc du Sablon), bald sollte sie dagegen verstärkt werden (bei den anderen genannten Forschern). Diese Widersprüche erklären sich leicht, wenn man die Versuche kritisch betrachtet. Alle genannten Autoren nehmen nämlich an, dass die Plasmolyse in der Salzlösung nach kurzer Zeit (z. B. De Vries, III, p. 93, Noll, I, p. 524) eingetreten sei. Dies ist aber thatsächlich nicht der Fall. Schon Correns (I, p. 15) hatte darauf hingewiesen, dass unversehrte Ranken selbst nach 3 Stunden in 15% Natronsalpeter noch völlig straff und reactionsfähig waren. So vermuthete auch O. Müller (I, p. 118), dass in den Versuchen von De Vries wohl gar keine Plasmolyse eingetreten wäre. Ein exacter Beweis dafür ist aber bisher nicht erbracht worden.

Ich wiederholte nun die Versuche von De Vries, indem ich eine grössere Anzahl an der Basis abgeschnittener Ranken, z. Th. nachdem ich sie mit Alkohol abgespült hatte, in 20% Kochsalzlösung brachte. An einer Reihe von Marken, die meist mit Spirituslack in verschiedener Entfernung von der Basis angebracht waren, bestimmte ich von Zeit zu Zeit mit dem Mikroskop die eingetretene Verkürzung. Ich begnüge mich hier mit der Wiedergabe eines Beispiels.

Tabelle 30. *Passiflora coerulea.*

Zahlreiche andere Versuche, mit *Passiflora coerulea*, *Pilogyne suavis* und *Sicyos angulatus*, lieferten folgende Ergebnisse:

1. Die Verkürzung beginnt zunächst an der Schnittwunde und schreitet von dort aus ziemlich schnell fort.

2. In den übrigen Rankentheilen beginnt sie meist zwar auch bald, erreicht aber ihr Maximum desto später, je entfernter die Zonen von der Basis entfernt sind.

3. Ihr Maximum tritt an der Spitze erst 2—3 Stunden, bei *Sicyos* etwa 1 Stunde nach Uebertragung in die Salzlösung ein.

4. Völlige Plasmolyse stellt sich daselbst noch später ein.

5. Nach dem Uebertragen in die Salzlösung kann das Wachsthum in den spitzenwärts gelegenen Rankentheilen zunächst noch fortdauern, wie aus einer Verlängerung der daselbst angebrachten Marken ersichtlich ist.

Aus alledem wird man folgern können, dass die Salzlösung von der Schnittwunde aus langsam in den Rankenkörper vordringt und von der Wunde aus also die Plasmolyse allmählich in immer entfernteren Zonen bewirkt. Dass der Vorgang so verläuft, dafür spricht auch die Thatsache, dass unverletzte Ranken in Salzlösungen noch nach Stunden keine Verkürzung erkennen lassen, eine Folge der geringen Durchlässigkeit der dünnen Cuticula.

Entsprechend dem oben Gesagten sind an der Basis abgeschnittene Ranken bei Contact noch sehr reactionskräftig, wenn sie auch schon geraume Zeit in der Salzlösung gelegen haben. Ebenso wie nun noch Contactkrümmungen eintreten können, wird auch ein Ausgleich von solchen, die vor der Uebertragung in die Lösung erfolgt waren, noch mehr oder weniger weit durch Wachsthum möglich sein. Die Versuche von De Vries sind also nicht beweiskräftig für die Betheiligung des Turgors an den Krümmungen. Und wenn andere Autoren im Gegensatz zu ihm eine Verstärkung der Krümmungen beobachtet haben, so wird diese nicht durch die Plasmolyse, sondern durch einen Reiz hervorgerufen worden sein. Ich erinnere nur an die Beobachtungen von Correns (I), wonach die Ranken in Folge von Temperaturschwankungen Krümmungen ausführen.

Trotz mancher Bemühungen ist es mir nicht gelungen, eine Salzlösung ausfindig zu machen, die wesentlich schneller in den Rankenkörper eindringt als $NaCl$. Auch bei Verwendung kleinerer, 1,5—2 cm langer Rankenstücke tritt die Plasmolyse erst nach einiger Zeit, 1—2 Stunden, ein.

De Vries glaubte die Betheiligung des Turgors an dem Zustandekommen der Krümmungen aber auch aus anderen Versuchen erschliessen zu können: In diesem Sinne erklärte er die Verstärkung derselben, wenn er abgeschnittene Ranken unter der Luftpumpe mit Wasser injicirte. Ob es aber wirklich so leicht ist, auf diese Weise Wasser in die Ranken einzuführen, hat De Vries nicht untersucht. Nach meinen Beobachtungen ist dies nun nicht der Fall, denn an kleineren Rankenstücken wird unter der Luftpumpe die Plasmolyse in Salzlösungen nicht wesentlich beschleunigt. Demnach dürfte auch eine Injection mit Wasser nicht erfolgen.

Alle diese Versuche gestatten also keinen Einblick, in wie weit eine Turgorerhöhung an der Reizkrümmung der Ranken betheiligt ist. Es lag nun der Gedanke nahe, den Ranken durch Abtödtung den Turgor zu rauben. Eine solche wurde mit Kälte und Hitze (Wasser von 70—80° C.) ausgeführt. Jedoch wurde aus naheliegenden Gründen bald das erstere Verfahren aufgegeben. Dagegen erschienen mir die Versuche mit heissem Wasser ziemlich einwandfrei. Zu beachten ist bei der Beurtheilung dieser und ähnlicher Versuche die hohe Plasticität der Ranken, die es bedingen könnte, dass stärkere Krümmungen, auch wenn sie durch Turgorerhöhung bewirkt sein sollten, theilweise erhalten bleiben.

Bei sämmtlichen Ranken nun, die zur Untersuchung gelangten — von *Passiflora gracilis, coerulea, Bryonia, Sicyos, Pilogyne* —, wurde in heissem Wasser eine begonnene Krümmung augenblicklich sehr bedeutend verstärkt, ging dann aber langsam wieder fast auf das vorige Maass zurück. Sehr selten wurde die Krümmung geringer als sie vorher gewesen war. Eine merkliche Ausgleichung der Krümmung konnte ich im Gegensatze zu Correns (II, p. 126) nicht wahrnehmen.

Ungereizte Ranken machten in heissem Wasser keine Bewegungen, nur bei *Pilogyne* trat an der Spitze eine Krümmung ein. Dagegen krümmten sich bei der Abtödtung oftmals Ranken von *Sicyos* mit der Oberseite concav und ich beobachtete auch bei dieser Gattung Ranken, an denen in Folge dieser Bewegung eine zuvor vorhandene Reizkrümmung ganz rückgängig gemacht wurde.

Ganz besonders hervorheben möchte ich aber, dass an gereizten Ranken von *Bryonia* und *Pilogyne*, an denen eine Krümmung noch nicht begonnen hatte, gleichwohl im Moment der Abtödtung stets an der gereizten Stelle eine starke Einkrümmung eintrat, die nur z. Th. wieder zurückging. Diese Thatsache spricht,

wie mir scheint, direct dagegen, dass die Krümmung zunächst allein durch eine Erhöhung des Turgors bewirkt wird, sie wird nur mit der Annahme verständlich, dass irgend welche Veränderungen in den Zellmembranen der convex werdenden Seite von Anfang an an ihr betheiligt sind. Selbstverständlich darf man aber aus diesen Beobachtungen allein nicht schliessen, dass eine Turgorerhöhung nicht an der Krümmung betheiligt sei.

Eine Abtödtung der Ranken gelingt auch leicht in Chloroformwasser. Auch in ihm wird eine Reizkrümmung zunächst verstärkt, geht aber schliesslich auf das ursprüngliche Maass zurück und wird dann z. Th. ausgeglichen. Jedoch ist es aus naheliegenden Gründen nicht möglich, aus einem geringen Ausgleich einen Schluss zu ziehen.

Aus allen meinen Versuchen geht hervor, dass die Einkrümmung nicht allein durch eine Erhöhung des Turgors erklärt werden kann. Aber es erscheint mir überhaupt höchst fraglich, ob während der Krümmung der Turgor an der convexen Seite erhöht wird. Heute stehen wir den Wachsthumserscheinungen ja ganz anders gegenüber wie in jener Zeit, aus der De Vries' Untersuchungen stammen. Wir kennen jetzt zahlreiche Fälle, in denen die Intensität des Wachsthums noch weit grösser ist als bei den Rankenbewegungen, ohne dass wir Grund hätten, zur Erklärung eine Erhöhung des Turgors heranzuziehen. Es sei nur an das Wachsthum der Bacterien erinnert, die sich in einer Stunde etwa um 200 % verlängern, ferner an die wachsende Zone des Pilzfadens von *Botrytis cinerea*, wo die Geschwindigkeit sogar 100—200 % pro Minute beträgt, sowie endlich an die Staubfäden von *Triticum* und *Secale* mit einer solchen von 37 % pro Minute (vergl. Pfeffer, Handbuch, 2. Aufl., Bd. II, p. 18 ff.). Bei den Rankenkrümmungen beträgt die Intensität bis zu 200 % pro Stunde. Ebenso wie für den einzelligen Sporangienträger von *Phycomyces*, bei dem selbstverständlich eine Turgorerhöhung nicht zur Erklärung der Contactreaction herangezogen werden kann, so wird man wohl auch bei den Ranken die Krümmungsursache lediglich in einer durch den Reiz bewirkten Veränderung der Zellmembranen zu suchen haben. Dafür scheint mir auch der ganze Verlauf des Reactionsvorganges zu sprechen, wie ich ihn in Abschnitt III beschrieben habe.

Ob nun die Verlängerung aber zu Stande kommt durch Intussusception, oder, wie es Noll (I) für sämmtliche tropistische

Krümmungen annimmt, zunächst lediglich durch eine Erhöhung der Dehnungsfähigkeit der Zellmembranen, darauf habe ich mein Augenmerk nicht gerichtet. Doch dürften für eine Untersuchung dieser Frage die Ranken in mancher Hinsicht, namentlich unter Berücksichtigung der Ausführungen auf p. 578 unten, recht geeignet sein.

Abschnitt VI.

Beziehungen der Reizkrümmungen zum anatomischen Bau der Ranken.

Verschiedentlich ist versucht worden, die Mechanik und die Richtung der Einkrümmung aus dem anatomischen Bau der Ranken zu erklären. So nahm C. de Candolle (I p. 8) an, dass die passive Bedeutung, die die Unterseite der Cucurbitaceenranken bei der Einrollung habe, daher rühre, dass die festesten Gewebe sich sämmtlich an dieser befänden. Eine ähnliche Anschauung hatte schon Bianconi (I) ausgesprochen, beiden schloss sich Duchartre (I) und O. Müller (I p. 121) an. Auch Leclerc du Sablon (I) glaubte, dass gestreckte Faserzellen, die nur auf der Unterseite der Ranken vorhanden wären, eine Beziehung zur Krümmung hätten. Ganz neuerdings schliesslich hat Borzì (I), wie er in einer vorläufigen Mittheilung berichtet, den „apparato senso-motore" der Cucurbitaceenranken gefunden. Er geht von der, wie wir sahen, unbegründeten Auffassung aus, dass die Krümmung zu Stande komme lediglich durch eine Verkürzung der concav werdenden Unterseite. An dieser liegt nun bei den Cucurbitaceen unter der Epidermis stets eine Collenchymplatte, deren Zellen — die „fibre

nicht solche von fast völlig radiärem Bau, so z. B. die der Passifloren (vergl. dazu und zu dem Folgenden auch die Arbeit von Worgitzky, I). Bei *P. coerulea* z. B. liegen die aus ganz dünnwandigen Zellen bestehenden Gefässbündel in einem geschlossenen Kreis umgeben von Parenchym, das von der Epidermis durch einen aus 1—3 Zellschichten bestehenden, überall annähernd gleich dicken Ring von Collenchym getrennt wird. Aber trotz dieses radiären Baues ist die Reactionsweise von Ober- und Unterseite fast ebenso verschieden wie bei den Cucurbitaceen. Ebenso giebt es unter den allseits reagirenden Ranken neben den radiär gebauten, wie z. B. denen von *Cissus*, *Vitis*, *Smilax* und *Actinostemma*, auch solche, die streng dorsiventral gebaut sind, so die von *Cobaea*. Und gleichwohl besteht kaum ein Unterschied in der Reactionsfähigkeit der verschieden gebauten Seiten.

Auch bei den Cucurbitaceen kann man aus dem Bau der Ranken nicht die verschiedene Reactionsweise der verschiedenen Seiten verstehen. Man kann weder sagen, dass ein Collenchymbündel die Krümmung begünstige, noch dass es sie hintanhalte. Bei der einen wie auch bei der anderen Annahme kommt man mit den Thatsachen in Widerspruch.

Die verschiedene Reactionsweise der verschiedenen Seiten vieler Ranken lässt sich also nicht aus der anatomisch oft so ausgeprägten Dorsiventralität verstehen, sondern nur aus einer physiologischen Dorsiventralität befriedigend erklären: Es werden also entsprechend den specifischen inhärenten und nicht sichtbaren Besonderheiten durch den Reiz physiologische Bedingungen geschaffen, die es bewirken, dass die eine, dem Angriffspunkte der Reizursache opponirte Seite, falls sie dazu überhaupt befähigt ist, eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung erfährt, ganz gleich, ob sich an ihr dünnwandiges Parenchym oder Collenchym befindet.

Abschnitt VII.

Umschlingung der Stützen und Einfluss dauernden Contactes auf das Wachsthum der Ranken.

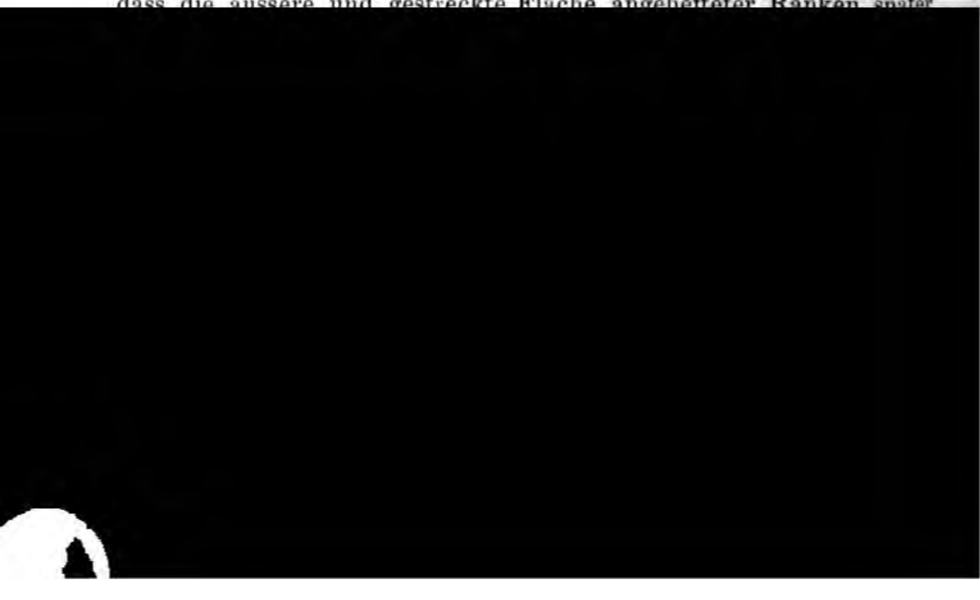
Nachdem die Mechanik der nach kurz dauerndem Contact sich einstellenden Krümmungen hinreichend aufgeklärt ist, kann nunmehr der Frage näher getreten werden, wie sich die Ranken bei und nach Umschlingung einer Stütze, also bei dauerndem

Contact verhalten. Schon eine oberflächliche Untersuchung lehrt, dass dabei sehr vielerlei Vorgänge in Betracht zu ziehen sind. Hier soll im Anschluss an meine bisherigen Ausführungen nur auf die wesentlichsten Punkte eingegangen werden, nämlich 1. auf die Mechanik der Stützenumschlingung, 2. auf den Einfluss, den der dauernde Contact auf das Wachsthum der um die Stütze gerankten Rankentheile ausübt und 3. auf den, den er auf das Wachsthum in den freien zwischen Basis und Stütze gelegenen Partien geltend macht.

A. Historisches.

Allgemein wird in der Literatur angenommen, dass den bei vorübergehenden und den bei dauerndem Contact eintretenden Krümmungen ein und dieselbe Mechanik zu Grunde liege. Ich kann dafür also auf das in Abschnitt III, p. 565 ff. Gesagte verweisen.

Ueber das Wachsthum der um eine Stütze geschlungenen Rankentheile liegen nur einige Angaben von Mohl (I), Darwin (I) und De Vries (I) vor. Nach De Vries (I p. 314 ff.) hört es nach Umschlingung der Stütze nicht sofort auf. Er zog über die vorhandenen Windungen einen geraden Tuschestrich und fand, dass die ursprünglich in einer Linie liegenden Tuschepünktchen bei *Cucurbita Pepo* bei 6 mm dicker Stütze in 6 Stunden pro Windung um 1 mm, bei *Momordica Charantia* in 24 Stunden um 2 mm pro Windung auseinander gerückt waren. Auch Darwin (I p. 139, ebenso auch Mac Dougal III, p. 381) vermutet, dass das Wachsthum noch fortdauere, indem er zu den früher p. 565 von mir besprochenen Messungen von De Vries bemerkt: „Man darf indessen . . . nicht etwa vermuthen, dass ich . . . irgend welche Zweifel darüber habe, dass die äussere und gestreckte Fläche angehefteter Ranken später



allmählich einen Druck auf die Stütze ausüben, weil sie sich zu verengern streben, was man namentlich dann leicht beobachten kann, wenn von der Ranke Blätter umschlungen sind, die dadurch allmählich zusammengedrückt werden.

Noch spärlicher sind die Beobachtungen über das Wachsthum der freien, zwischen Rankenbasis und Stütze vorhandenen Rankentheile. Nach Darwin (I p. 124) — und ihm schliesst sich Mac Dougal (IV p. 153) an — schreitet es, auch wenn die Ranken in noch jugendlichem Zustande eine Stütze erfasst haben, solange fort „bis die Ranke nahezu ihre volle Länge erreicht hat". Dagegen sagt Leclerc du Sablon (I p. 43), dass das Wachsthum nach dem Erfassen einer Stütze sich bald sehr verlangsamt.

B. Mechanik der Stützenumschlingung.

Von vornherein war anzunehmen, dass die Stützenumschlingung durch dieselbe Mechanik erfolgen würde, wie die Krümmungen nach kurzem Contact. Das bestätigten denn auch alle meine Versuche. Als Stützen verwendete ich vornehmlich gedrehte Holzstäbe mit genau kreisförmigem Querschnitt und rauher Oberfläche. Bei *Passiflora coerulea* überzeugte ich mich durch mikroskopische Messungen davon, dass die auf der Oberseite der Ranken angebrachten Markenpaare eine entsprechende Verlängerung bei der Krümmung erfahren.

Dass das Wachsthum der Mittelzone durch den Stützencontact ebenso wie bei kurzandauerndem beschleunigt wird, sowie dass auch durch jenen die Peripherie der concaven Seite während der Umschlingung niemals im Wachsthum beschleunigt wird, davon kann man sich bei sehr dicken Ranken auch durch makroskopische Messungen sehr leicht überzeugen. Trägt man nämlich auf der Oberseite ungereizter gerader Ranken mit Tuschepunkten eine Strecke von der Länge des Umfangs der Stütze ab und lässt nun die Ranke sich um die Stütze schlingen, was bei gleichzeitiger Reizung der erwähnten Strecke in $^1/_4$—$^3/_4$ Stunde je nach der Reactionsschnelligkeit der Ranken geschieht, so treffen in dem Augenblick, in dem die Windung der Stütze fest anliegt, die Marken fast genau aufeinander oder sind eine Spur aneinander vorbeigerückt. Die abgetragene Strecke bildet also nun genau eine Windung, d. h. entspricht dem Umfang des Kreises, der durch die Oberseite der Ranke gebildet wird. Da nun dieser einen dem Durchmesser

der Ranke entsprechend grösseren Radius hat als der Querschnitt der Stütze, so kann die erwähnte Erscheinung nur durch ein bedeutendes Wachsthum erreicht sein. Aus dem Aufeinandertreffen der Marken ist aber weiter ersichtlich, dass diese Verlängerung nur der Einkrümmung entsprechen, d. h. dass sich während derselben die Unterseite nicht verlängert haben kann.

Die Ranken von *Cucurbita Pepo*, die einen Durchmesser von ca. 1 mm in der Reactionszone besitzen, eignen sich besonders zu solchen Versuchen. Der Umfang der Stütze betrug bei 3 mm Radius 18,8, rund 19 mm, der einer Windung, die der Stütze fest anlag, auf der convexen Seite der 1 mm dicken Rankenzone aber 25 mm, das bedeutet einen Zuwachs von mindestens 6 mm oder 32%, in der Mittelzone demnach von 3 mm oder 16%, falls die Marken, wie es der Fall, genau übereinstimmen. Aehnliche Versuche mit gleichem Erfolge stellte ich auch mit *Passiflora coerulea* an. Ich zeigte (p. 587), dass auch plastische Biegungen durch eine Verlängerung der Oberseite zu Stande kommen, dass dabei aber die Unterseite etwas stärker als bei Contactkrümmungen comprimirt wird. Trägt man nun auf der Oberseite einer Ranke von *Cucurbita Pepo* eine Strecke von der Länge des Umfanges der Stütze ab und biegt die Ranke um die Stütze, so bleiben die Marken noch um 2—2 $^1/_2$ mm von einander entfernt. Wir haben hiermit also eine neue Methode, um nochmals den Nachweis zu erbringen, dass die Ranken sich bei den Contactkrümmungen sehr wesentlich verlängern.

C. Einfluss dauernden Contactes auf das Wachsthum der Ranken.

Zunächst wurde die Frage näher untersucht, ob dauernder Contact an den Rankentheilen, die eine Stütze fest umwunden haben, im Stande ist eine weitere, auch die Peripherie der Unterseite ergreifende Wachsthumsbeschleunigung auszulösen. Die Bedingungen für einen solchen sind durch Hin- und Herschieben der Windungen auf der Stütze leicht zu schaffen, da ja bekanntlich Druck allein nicht als Contactreiz wirkt. Verfährt man nun so mit Windungen, die eine Stütze fest umfasst haben, nachdem man einen Tuschestrich quer über sie gezogen hat, so beobachtet man, dass die Tuschepunkte nach Verlauf einiger Minuten sich bei *Cucurbita Pepo* etwa um $^1/_2$ mm (= 2%), bei *Passiflora coerulea*

etwa um $^{3}/_{4}$—1 mm (= 3—5 %) aneinander vorbeigeschoben haben. Nochmaliges, oft wiederholtes Hin- und Herschieben hat dann meist keine Wirkung mehr zur Folge, auch dann nicht, wenn es erst nach Stunden erfolgt, falls die Windungen sich nicht zuvor gelockert haben. Aus diesem unbedeutenden Wachsthum des ganzen Querschnitts lässt sich nicht schliessen, dass die Peripherie der Concavseite nun zu einer activen Wachsthumsbeschleunigung veranlasst worden sei. Denn erstlich wissen wir, dass die Windungen bei dauerndem Contact, auch wenn sie einem Hinderniss begegnen, das Bestreben zur Verkleinerung des Krümmungsradius haben, was sich in dem erhöhten Druck auf die Stütze äussert. Ausserdem zeigte ich in Abschnitt IV, dass an einer Ranke, die an einer Verkleinerung oder Ausführung einer angestrebten Krümmung verhindert wird, eine Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone eintritt, die zu Stande kommt durch actives Wachsthum der convexen Seite, durch passives dagegen der Peripherie der concaven.

Aus mancherlei Gründen erschien es nun zu einer Entscheidung der oben aufgeworfenen Frage wünschenswerth, die bisher angewandte Versuchsanordnung aufzugeben und einen dauernden Contact an solchen Ranken herzustellen, die keine Stütze erfasst hatten. Derartige Versuche wurden zunächst an Ranken ausgeführt, die durch ein Gewicht in der p. 589 ff. beschriebenen Weise an der Ausführung einer Krümmung gehindert worden waren. Ein einmaliger kräftiger Contact ruft an ihnen, wie ich zeigte, nur eine verhältnissmässig geringe Wachsthumsbeschleunigung (1—2 %) der Mittelzone hervor. Sie kann aber durch dauernden Contact allmählich sehr bedeutend verstärkt werden, z. B. bei *Sicyos* bis zu 10 %, bei *Passiflora coerulea* bis auf 15 %. Da nun aber mit zunehmender Beschleunigung auch eine Vergrösserung des Krümmungsbestrebens verbunden ist, so kann man auch aus diesen Versuchen keinen Schluss auf eine Wachsthumsbeschleunigung an der Peripherie der concaven Seite in Folge dauernden Contactes ziehen.

Einwandfreier ist eine andere Methode, die freilich auch mit mancherlei Mängeln behaftet ist. Ich stellte mir gerade Glasröhrchen von 1—3 cm Länge mit abgeschmolzenen Schnittflächen und so engem Lumen her, dass die Ranken gerade noch bequem in sie eingeführt werden konnten. Zwei solche mit Stativen fixirte Röhrchen wurden nun so über eine Ranke geschoben, dass zwischen ihnen ein Raum von 2—3 mm frei blieb. An dieser Stelle konnte

nun die Unterseite beliebig oft mit einem feinen Pinsel gereizt werden. Bei richtiger Weite der Röhrchen findet an den in ihnen befindlichen Rankentheilen, wie ich mich überzeugt habe, nach der Einführung keine nennenswerthe Reibung mehr an den Glaswänden statt. Auch der Contact, der durch die Röhrchenränder auf die Oberseite ausgeübt wird, ist ohne Bedeutung, da sich in Folge der unterseitigen Reizung mit dem Pinsel die Ranke sehr bald so fest gegen dieselben anpresst, dass eine Reibung daselbst nicht mehr erfolgt. Bei einer solchen Versuchsanordnung wird nun selbst bei nur 2 mm Zwischenraum zwischen den Röhrchen nicht, wie man wohl meinen könnte, eine Einkrümmung verhindert. Selbst dicke Ranken *(Passifl. coerulea)* nehmen schliesslich bei fortgesetztem Contact eine Krümmung mit 2—3 mm Radius an. Die auf der Oberseite angebrachten Marken lassen eine dementsprechende Verlängerung erkennen. Die Marken auf der Unterseite entfernen sich aber selbst bei noch so lang andauerndem Contact nicht um eine Spur von einander. Man wird also berechtigt sein, aus diesen Versuchen in Verbindung mit den übrigen zu schliessen, dass dauernder Contact nicht im Stande ist, die Peripherie der concaven Seite zu einer activen Wachsthumsbeschleunigung zu veranlassen.

Weiterhin war nun zu untersuchen, ob die einer Stütze anliegenden Rankenzonen ihr Wachsthum überhaupt noch weiter fortsetzen. Junge, noch lebhaft wachsende Ranken von *Cucurbita Pepo* wurden zu dem Zwecke so mit einer Stütze in Berührung gebracht, dass sie gerade eine Windung ausführen konnten. Als diese der Stütze ganz fest anlag, wurde ein Tuschestrich über sie gezogen und ausserdem seine Lage auf der Stütze bezeichnet. Die Stütze war an einem Bindfaden so befestigt, dass durch das Schaukeln im Wind an windigen Tagen für dauernde neue Reizimpulse gesorgt war. Es konnte nun zunächst stets festgestellt werden, dass Rankentheile, die nicht der Stütze anlagen, durch ein „Fortkriechen" der Windung auf sie zu liegen kamen, wie es schon Darwin für *Echinocystis* beobachtet hatte. 3—5 Stunden nach Bildung der ersten Windung waren schon $1\,^3/_4$ Windungen entstanden, dadurch, dass eine etwa $^3/_4$ des Stützenumfanges entsprechende, zuvor freie Rankenzone, also von etwa 12—15 cm Länge, sich auf die Stütze geschoben hatte. Ein bedeutendes Längenwachsthum der ersten Windung war währenddessen nicht nachweisbar, die Verlängerung betrug etwa 2—3 mm. Ein solches

Kriechen über die Stütze beobachtete ich auch bei *Bryonia* und *Passiflora*, aber nur dann, wenn für dauernde Erschütterung gesorgt wurde. Es dauert so lange an, bis etwa 2—3 Windungen ausgeführt sind.

Die Erklärung für diese Erscheinung scheint mir nicht schwierig zu sein. In Folge von Erschütterungen werden die Rankentheile, die der Stütze nur locker oder noch kaum anliegen, immer wieder von neuem gereizt. Durch Reizleitung pflanzt sich die nun angestrebte Krümmung noch einige Millimeter auf die ganz freien Rankenzonen fort. Ist nun die Stütze dem Rankenspross genügend nahe, was bei windigem Wetter durch seine Bewegungen erreicht wird, so wird der oberste freie Theil, weil er das Bestreben nach kräftiger Einkrümmung hat, die zuerst gebildete Windung um die Stütze zu schieben suchen, wodurch die zuvor freien gekrümmten Theile auf sie zu liegen kommen. Dadurch, dass nun neue Zonen durch die Reibung gereizt und zur Krümmung veranlasst werden, wiederholt sich dasselbe Spiel von neuem. Bedingung für ein solches Fortkriechen ist freilich, dass die zuerst gebildete Windung, die der Stütze zunächst fest anlag, wieder gelockert wird. Dies findet nun thatsächlich statt: Von dem Augenblick an, wo nämlich die Windung die Stütze fest erfasst hat, kann selbst durch heftige Erschütterung der Stütze kein neuer Contactreiz auf sie mehr ausgeübt werden, weil Druck allein ja nicht reizend wirkt. In Folge dessen lockert sie sich und kann nun leicht auf der Stütze verschoben werden. Erst wenn die Lockerung ein gewisses Maass erreicht hat, wird durch Reibung ein neuer Impuls ertheilt[1]). Nicht unwahrscheinlich ist es mir, dass auch die schon von Pfeffer (I) für Ranken festgestellte Reizgewöhnung dabei von Bedeutung ist. In Betracht zu ziehen bleibt aber auch die Möglichkeit, dass durch die starke Anpressung an die Stütze, die die Unterseite der für die verschiedensten Einflüsse so empfindlichen Ranken bei der ersten Umschlingung der Stütze durch das vorhandene Verkleinerungsbestreben des Krümmungsradius erfährt, die Empfindlichkeit der Unterseite gegen Contact sehr wesentlich herabgesetzt wird und auch nach Lockerung der Windung noch herabgesetzt bleibt. Dafür scheinen mir sogar manche Beobachtungen zu sprechen.

---

1) Sind an einer Stütze mehr als zwei Windungen gebildet, so lockert sich selbst bei sehr windigem Wetter die vorderste fast stets wieder sehr und wird zunächst nicht wieder verstärkt!

So kommt also offenbar das Fortkriechen zu Stande, und so ist auch die erwähnte Verlängerung der Rankenwindung um 2—4 mm nicht die Folge des dauernden gleichmässigen Contactes, sondern sie wird verursacht durch eine wiederholte Lockerung und Verengerung der Windung, also durch immer wiederkehrende neue Reizimpulse. Man kann also aus dem Wachsthum an solchen Windungen, selbst bei dauernden Erschütterungen, nicht auf den Einfluss fortgesetzter Contacte auf dasselbe schliessen.

Hat das Kriechen um die Stütze aufgehört, so kann man mit Hilfe eines Tuschestriches, den man quer über die Windungen zieht, feststellen, dass der Rankentheil, der die zuletzt entstandene Windung bildet, sich nicht mehr verlängert, das Wachsthum in ihm also völlig aufgehört hat.

Die Stützenversuche sind demnach nicht geeignet, die Frage zu entscheiden, wie dauernder Contact das Wachsthum weiterhin beeinflusst. Brauchbarer erschienen Versuche mit den schon p. 605 beschriebenen Glasröhrchen. Einige junge Ranken von *Sicyos*, mit denen ich in dieser Weise experimentirte, liessen keine Fortdauer des Wachsthums bei dauerndem Contact erkennen. Doch muss ich hervorheben, dass es schon vor Beginn der eigentlichen Contactreizung durch den Einfluss der Glasröhrchen gestört war. Ein endgültiges Ergebniss habe ich bisher also nicht erzielt. Vielleicht sind diese Versuche aber weiterer Vervollkommnung fähig. Vorläufig habe ich jedenfalls den Eindruck gewonnen, als würde durch dauernden Contact das Wachsthum in den einer Stütze anliegenden Windungen dauernd aufgehoben.

Eine solche Retardirung des Wachsthums macht sich sehr bald nach Umschlingung einer Stütze auch in den zwischen ihr und dem Spross frei gebliebenen Rankentheilen, wohl als Folge des Contactes, geltend. Die Ranken erreichen nach meinen Beobachtungen im Gegensatz z. B. zu denen Darwin's nach Erfassung einer Stütze niemals die Länge wie ohne eine solche. Das Wachsthum schreitet wohl noch eine Zeit lang fort, wird aber bald ganz eingestellt. Darauf beginnt die spiralige Einrollung des freien Rankentheiles, also schon ehe die Ranke ihre normale Länge erreicht hat, wie Darwin (I, p. 124) unrichtig behauptet. Gleichzeitig werden alle etwa gelockerten Windungen an der Stütze verengt und drücken nun dauernd mit grosser Kraft gegen sie.

Die Ursachen, die die spiralige Einrollung herbeiführen, habe ich ebenso wie noch manche andere Fragen von Interesse vorläufig nicht verfolgt. —

Zusammenfassend lässt sich über das Verhalten der Ranken bei und nach der Umschlingung einer Stütze folgendes sagen:

1. Die Umschlingung der Stütze erfolgt durch dieselbe Mechanik wie die Krümmungen bei vorübergehendem Contact.

2. Während der Umschlingung der Stütze wird die Peripherie der Concavseite ebensowenig jemals zu einer Wachsthumsbeschleunigung veranlasst, wie nach derselben, falls für dauernden Contact gesorgt wird.

3. Durch dauernden Contact wird das Wachsthum der um die Stütze geschlungenen Rankentheile allem Anschein nach sofort ganz aufgehoben.

4. Wo es fortschreitet, besteht keine dauernde Contactreizung.

5. Auch in den zwischen Rankenbasis und Stütze befindlichen Rankentheilen wird, wohl in Folge des Contactes, bald nach Umschlingung der Stütze, das Wachsthum bedeutend retardirt. In Folge dessen erreichen solche Ranken niemals die Länge von denen, die keine Stütze gefunden haben.

Abschnitt VIII.

Theoretisches.

Die in den vorstehenden Abschnitten mitgetheilten Thatsachen geben in vieler Beziehung zu theoretischen Ausblicken Veranlassung, die hier im Zusammenhang behandelt werden mögen.

Was zunächst den Krümmungsvorgang betrifft, so zeigte ich, dass während desselben das Wachsthum der Mittelzone transitorisch beschleunigt wird. Diese Beschleunigung, und mit ihr auch die Krümmungsfähigkeit, ist in hohem Maasse unabhängig von der Intensität des Wachsthums der ungereizten Ranken, denn selbst solche, die schon fast ausgewachsen sind, krümmen sich in Folge eines Contactes noch sehr lebhaft.

Die Krümmung selbst wird dadurch charakterisirt, dass die Wachsthumsbeschleunigung, die an der convex werdenden Seite am bedeutendsten ist, von dieser nach der Peripherie der concav werdenden Seite hin allmählich ganz ausklingt. An dieser letzteren vermag selbst dauernder Contact niemals eine Beschleunigung hervorzurufen. Die Beschleunigung der Mittelzone ist also nur die Folge dieses Krümmungsmodus.

Ich habe schon darauf hingewiesen, dass eine derartige Krümmungsmechanik eine Reizleitung von der Contactstelle aus nach der Gegenseite hin nothwendig macht. Eine solche findet nicht nur in der Richtung des Querschnittes, sondern auch eine grössere Strecke in der Längsrichtung statt, da auch Zonen sich krümmen, die der Contactstelle beiderseits benachbart sind. Durch welche Gewebetheile und in welcher Weise der Reiz nach der convexen Seite geleitet wird, lässt sich vorläufig nicht entscheiden. Wahrscheinlich ist mir aber, dass Plasmodesmen dafür in Anspruch genommen werden, wie auch schon Pfeffer (I, p. 527 ff.) annahm. Dafür scheint mir vor allem die Schnelligkeit zu sprechen, mit der diese Leitung in vielen Ranken vor sich geht. Nach O. Müller (I, p. 103 ff.) beginnt z. B. die Krümmung bei *Cyclanthera pedata* oft schon nach 5—7 Secunden. Sehen wir ganz ab von der Zeit, die verstreicht, bis die Perception erfolgt ist und bis nach der Reizübermittelung die Reaction eintritt, so ergiebt der Reactionsbeginn nach 5 Secunden bei 0,3 mm Durchmesser der Ranke mindestens eine Schnelligkeit der Leitung von 3,6 mm pro Minute oder 18 mm pro 5 Min. Er dürfte wohl das Doppelte ergeben, wenn man auch die Leitung in schräger Richtung von der Contactstelle aus in Betracht zöge. Eine ähnliche Schnelligkeit der Reizfortpflanzung ist bisher für tropistische Reize nicht bekannt geworden, denn in der Wurzelspitze rückt die geotropische Reizung nach Czapek (II, p. 219) etwa um 1 mm in 5 Min. fort, während nach Rothert (I, p. 137) die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes im günstigsten Falle *(Brodiaea congesta)* 2 mm in 6 Min. beträgt.

Der Ort des Contactes ist bestimmend für die Richtung der Krümmung, denn sie erfolgt, wo jener auch ausgeübt werden mag, an der Unterseite, Flanke oder Oberseite einer allseits oder einer nicht allseits reagirenden Ranke, stets genau nach der Contactstelle hin. Aus diesem gesetzmässigen Verhältniss zwischen Reaction und Angriffspunkt des Contactes ergiebt sich jedenfalls so viel, dass die durch den Impuls gesetzten und die Reizübermittelung bewirkenden Reizzustände, mögen sie einer Art sein, welcher sie wollen, eine bestimmte, lediglich durch die Angriffsrichtung des Reizes bedingte — sagen wir in Ermangelung eines besseren Wortes polare — Verschiedenheit in dem ganzen Organ erhalten müssen, ohne die eine bestimmt gerichtete Reaction nicht möglich wäre. —

Mit der Einkrümmung ist nach kurz andauerndem Contact die Reaction noch nicht beendigt: Nach einiger Zeit beginnt vielmehr

eine Rückkrümmung, wie jene ebenfalls begleitet von einer Wachthumsbeschleunigung und zwar auch der Mittelzone, aber charakterisirt durch eine Vertheilung derselben, die der der Einkrümmung gerade entgegengesetzt ist. Diese Bewegung dauert so lange, bis die Ranke sich wieder ganz gerade gestreckt hat. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diese Rückkrümmung als eine Rückregulation in Folge von Rectipetalität oder Autotropismus auffasse. Spricht doch dafür schon, dass die Beschleunigung der Mittelzone den ausgesprochensten Charakter einer Doppelkurve trägt, deren beide Theile durch eine längere oder kürzere Zeit völligen Wachsthumsstillstandes von einander getrennt sind. Einer solchen Auffassung ist ferner günstig, dass mechanische, den Ranken aufgezwungene Biegungen in jeder Hinsicht auffallend ähnlich, ebenfalls durch eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone, ausgeglichen werden, woraus also zu ersehen ist, dass die ausgleichende Bewegung, die auf eine Contactkrümmung folgt, und das sie begleitende Wachsthum nicht ihre directe Ursache in dem Contactreiz zu haben braucht, sondern sie auch in der Reaction auf einen solchen erst haben kann.

Nur scheinbar widerspricht der letzteren Annahme die Beobachtung, dass an Ranken, die an einer Einkrümmung gehindert werden, bei *Passiflora* wenigstens, einige Zeit nach einer ersten Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone ebenfalls eine zweite solche eintritt. Denn auch ihr entspricht ein Ausgleich, nämlich der des Krümmungsbestrebens. Aber soviel ist aus dieser Thatsache zu entnehmen, dass diese zweite Beschleunigung nicht nothwendig eine vollzogene Contactkrümmung zur Voraussetzung hat, und dass sie ihre Ursache auch nicht allein in der hierdurch bewirkten Compression der Zellen an der Concavseite haben kann. Das letztere dürfte also auch für die Rückkrümmung gelten.

Mit der Auffassung als regulatorischer Vorgang wird die rückläufige Bewegung unter alle die anderen Ausgleichserscheinungen eingereiht, die sich bei so vielen Krümmungen einstellen und die man zumeist als Folge der Rectipetalität oder des Autotropismus betrachtet. Mit ihnen hat sich neuerdings namentlich Baranetzky (I) eingehend beschäftigt. Er sieht wohl ohne Grund deren Wesen in der Eigenschaft der Organe, auf jede Krümmung durch ein Streben zur Krümmung nach der Gegenseite zu antworten (p. 154). Diese Krümmung nach der Gegenseite, die in geringem Maasse auch bei den Ranken vorkommt, will mir nur

als eine nebensächliche Begleiterscheinung eben des Ausgleichsbestrebens, als eine Ueberregulation über die Gleichgewichtslage erscheinen. Sie ist der Ueberkrümmung vergleichbar, die sich so oft bei einer tropistischen Reaction zunächst über die neu angestrebte, der Angriffsrichtung des Reizes entsprechende Ruhelage hinaus geltend macht. Die Ursache für die transitorische Wachsthumsbeschleunigung an der concaven Seite, die diese Bewegung begleitet, sieht Baranetzky (p. 158) in der Compression der Zellen an dieser Seite. Einer solchen Annahme sind meine Beobachtungen an den *Passiflora*-Ranken, wie schon gesagt, nicht günstig. Ich möchte glauben, dass man die Ursache für die Ausgleichung der Krümmungen darin wird suchen können, dass die Ungleichheit der Verhältnisse, der Druckvertheilung, Gewebespannung u. s. w., die in den Zellen auf den verschiedenen Seiten des ursprünglich geraden Organs in Folge einer angestrebten oder ausgeführten Reaction hergestellt worden sind, als neuer Reiz empfunden wird. Ich meine also, dass die Protoplasten der in einem Organ in festem Gewebeverband stehenden Zellen, je nach den inhärenten und den durch die sämmtlichen Aussen- und Innenbedingungen gegebenen physiologischen und morphologischen Besonderheiten auf eine ganz bestimmte Vertheilung und Höhe des Turgors in den verschiedenen Gewebeschichten und in Folge dessen auch der Gewebespannung abgestimmt sind, wie es eben dem „rectipetalen" oder „curvipetalen" u. s. w. Wachsthum äusserlich entspricht, und dass sie desshalb bestrebt sein werden, Abweichungen von dieser Ruhelage, die durch Krümmungen in Folge transitorisch wirkender Reizimpulse oder mechanischer Eingriffe veranlasst worden sind, da ihnen die Fähigkeit der Selbstregulation erfahrungsgemäss zukommt, selbstregulatorisch so lange auszugleichen, bis der alte Zustand wiederhergestellt ist. Dass die Protoplasten die Fähigkeit besitzen, die durch die Krümmungen geschaffenen, gewissermassen anormalen Ungleichheiten auf den antagonistischen Seiten in der angegebenen Weise durch Vergleichung zu empfinden, kann bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse eigentlich nicht wunderbar erscheinen. So würde also die ausgleichende Bewegung in jeder Hinsicht nur durch ein Zusammenwirken aller Zellen im Querschnitt zu Stande kommen. In der angegebenen Richtung wird man, glaube ich, die Ursache des bisher vielfach als durch eine geheimnissvolle Kraft bewirkt betrachteten Autotropismus suchen müssen, wenigstens dann, wenn man versucht, den Ausgleich von Reizkrümmungen und den so

ähnlich erfolgenden mechanischen Biegungen einheitlich aufzufassen. Freilich kann von Verschiedenheiten des osmotischen Druckes und der Gewebespannungsverhältnisse bei Einzelligen, auch bei *Phycomyces*, keine Rede sein. Da wird man also annehmen müssen, dass der Protoplast einen verschiedenen Grad der Dehnbarkeit seiner Hautschicht zu vergleichen vermag (Noll VII, p. 414, Anm. 1) oder aber auch seiner Zellmembran, falls er durch Plasmafortsätze mit ihr verbunden ist. Aehnliche Unterschiede könnten übrigens auch bei Vielzelligen von Bedeutung für den Autotropismus sein. —

Die haptotropen Krümmungen der Ranken stimmen mit den sonstigen tropistischen Reactionen der meisten wachsenden Organe darin überein, dass sie ebenfalls durch Wachsthum und nicht, wie Darwin und Mac Dougal glaubten, durch Turgorvariation zu Stande kommen, unterscheiden sich aber von ihnen doch in mancher Hinsicht, vor allem durch die Beschleunigung der Mittelzone. Soweit wir die anderen tropistischen Krümmungen in ihrer Mechanik kennen — und das ist nur sehr unvollständig der Fall! — werden sie sämmtlich durch eine Wachsthumsbeschleunigung der convexen und eine Verlangsamung der concaven Seite gekennzeichnet. Doch scheint mir dieser Unterschied nicht gerade wesentlich zu sein. Denn ebenso wie es denkbar ist, dass bei den sehr langsam sich krümmenden Blattstielen der Blattstielkletterer die Beschleunigung der Mittelzone fehlt, so ist es auch möglich, dass eine solche bei lebhaft geotropisch oder heliotropisch sich krümmenden Organen, namentlich bei Messungen im Temperaturoptimum, die bisher kaum angestellt worden sind, noch zur Beobachtung gelangt; denn auch für den Geotropismus und den Heliotropismus vermag ich im Gegensatz zu Noll (an vielen Orten, neuerdings z. B. V, p. 415) nicht einzusehen, warum die Verlangsamung des Wachsthums in der concaven Seite und das daraus folgende Fehlen einer Beschleunigung in der Mittelzone wesentlich sein sollte. Thatsächlich findet sich denn auch und zwar bei Noll selbst (I, p. 507) eine sehr bemerkenswerthe Angabe, wonach bei der geotropischen Aufrichtung sämmtlicher gemessener Internodien von *Hippuris* die Mittelzone eine sehr bedeutende Wachsthumsbeschleunigung erfährt: die Verlängerung der Unterseite betrug in dem angeführten Beispiel 5 mm, die der Oberseite dagegen nur 0,25 mm, die der Mittelzone also 2,75 mm, während sie in gleicher Zeit und in aufrechter Lage in der Mittelzone nur 1 mm betragen hatte! Aus diesen Zahlen ist aber zu entnehmen, dass auch

noch Zonen der Oberseite während der Krümmung im Wachsthum beschleunigt worden waren.

Jedenfalls aber erscheint das abweichende Verhalten der Ranken in jeder Hinsicht als „zweckmässig“, denn bei ihnen ist es in Folge der lebhaften Nutationen, die sie selbst und die Internodien des Sprosses ausführen, von grosser Wichtigkeit, dass die Krümmungen zu Stande kommen, ehe der Contact mit der Stütze wieder gelöst ist. Eine solche Schnelligkeit wird aber durch die beschriebene Vertheilung der Wachsthumsbeschleunigung am besten gewährleistet. Immerhin ist es interessant zu sehen, wie ein solcher Erfolg durch eine gewaltige Steigerung des Wachsthums, ohne eine Turgordepression, erzielt werden kann. Eine Betheiligung des Turgors an dem Krümmungsvorgang anzunehmen ist überhaupt nicht nöthig, wie ich in Abschnitt V dargelegt habe. Auf jeden Fall finden schon bei Beginn der Krümmungen Veränderungen in den Zellmembranen statt. —

Eine auffallende Aehnlichkeit im äusseren Verlauf sowohl wie auch in der Mechanik besteht dagegen zwischen den Contactkrümmungen der Ranken und den bekannten Receptionsbewegungen der Laub- und Blüthenblätter, die sich bei Temperatur- und Lichtschwankungen einstellen, soweit sie auf Wachsthum beruhen. Sie wird frappant, wenn man an Stelle der Contactkrümmungen die von Correns (I) näher untersuchten Krümmungen der Ranken in Folge von Temperaturschwankungen zum Vergleich heranzieht, denen, wie an anderer Stelle gezeigt werden soll, genau dieselbe Mechanik wie den Contactkrümmungen zu Grunde liegt. Alle diese Bewegungen gehören zu den rückregulirenden oder transitorischen Reactionen, wie zuerst von Pfeffer (I, p. 507 ff.) nachgewiesen wurde.



Da die Mittelzone bei der Receptionsbewegung einen beschleunigten Zuwachs durch Rechnung erkennen lässt, so sagt Pfeffer (III, p. 132): „In jedem Falle beweisen die vorliegenden Thatsachen vollkommen, dass der Act des Temperaturabfalles in gleichsinniger Weise das Wachsthum beider antagonistischer Hälften beschleunigt und hiernach . . . ist es auch vollkommen sicher, dass beide Hälften der Bewegungszone durch Temperatursteigerung in demselben Sinne, nur quantitativ verschieden afficirt werden.“ Jost dagegen glaubt nach Analogie mit den Variationsbewegungen „und aus biologischen Gründen, weil nun einmal die Pflanzen erfahrungsgemäss sich zweckmässige Reactionen angewöhnt haben“ (I, p. 368), es sei am wahrscheinlichsten, dass die Concavseite durch eine active Wachsthumsretardation gekennzeichnet sei, dass also die beiden Gegenseiten gerade entgegengesetzt auf Temperaturschwankungen reagiren. Thatsächlich lehren aber seine berechneten Zahlenwerthe (p. 354), dass auch in der Mittelzone während der Bewegung noch eine bedeutende Beschleunigung statthat, woraus sich auch eine solche für Zonen der concav werdenden Seite ergiebt. Schwer ist es natürlich festzustellen, ob diese Beschleunigung auf einem passiven, wie Jost es annimmt, oder auf einem activen Wachsthum beruht, und ob also, wie ich es für die Ranken ausgeführt habe, die Krümmung gekennzeichnet wird durch eine allmähliche Abnahme der Beschleunigung von der Peripherie der convexen nach der der concaven Seite. Vom Standpunkt der Zweckmässigkeit erscheint mir die Annahme des letzteren Reactionsmodus mindestens ebenso berechtigt wie die des ersteren. Ich sehe deshalb nicht ein, warum man in der Interpretation ohne Zwang von dem abweichen soll, was der Augenschein lehrt. Bei den Ranken spricht jedenfalls nichts dafür, dass während der Krümmung das Wachsthum auf der concaven Seite nur passiv beschleunigt werde: wenn man gleich nach Beendigung einer solchen die convexe und concave Seite durch einen Schnitt in der Mittelzone trennt, so geht die Krümmung in dieser nicht zurück, wie es doch, theilweise wenigstens, sein müsste, wenn durch das active Wachsthum der Oberseite die Zonen der Unterseite nur passiv gedehnt worden wären. Doch darf wegen der hohen Plasticität der Ranken aus solchen Versuchen nicht allzu viel geschlossen werden.

Eine festere Stütze für meine Anschauung liesse sich vielleicht durch den Nachweis erbringen, dass die Krümmungen der Ranken, die durch Temperaturabfall eintreten, ebenso auf einer Wachs-

thumsbeschleunigung beruhen wie die durch Temperatursteigerung erfolgenden. Da, wie Correns (I) gezeigt hat, diese Krümmungen sämmtlich in gleichem Sinne erfolgen, so würde daraus hervorgehen, dass bei den Ranken ein- und dieselbe Seite sowohl auf Erhöhung wie auf Erniedrigung der Temperatur gleichsinnig, nämlich durch Wachsthumsbeschleunigung antwortet. Ist solches aber für die Ranken erwiesen, so braucht das Gegentheil bei den Blättern und Blüthen nicht der Fall zu sein, und damit würde wohl auch das gegensätzliche Verhalten der Ober- und Unterseite bei der einfachen Krümmung noch mehr in Frage zu ziehen sein. Leider habe ich die Rankenkrümmungen bei Temperaturabfall noch nicht näher untersuchen können.

Wie bei den Receptionsbewegungen während des aus Hin- und Hergang bestehenden Bewegungsvorganges die Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone vertheilt ist, darüber liegen gar keine Beobachtungen vor. Pfeffer geht auf diese Frage überhaupt nicht ein, und Jost sagt nur (p. 355): „Die Berechnung ergiebt in höchst frappanter Weise die Thatsache, dass das Wachsthum der Mittelzone unmittelbar nach der Erwärmung ganz ausserordentlich gesteigert wird, um meist schon in der zweiten, noch auffallender in den folgenden Stunden sehr stark herabzusinken.“ Ich vermuthe aber, dass eingehendere Messungen wohl zu einem anderen Ergebniss führen werden. Ich glaube nämlich, dass die von mir für die Ranken nachgewiesene Doppelcurve des beschleunigten Wachsthums der Mittelzone sich auch wird für die Receptionsbewegungen nachweisen lassen. Hält man die Zahlen der Messung I von Jost mit seinen Angaben über den Bewegungsvorgang auf p. 348 zusammen, so gelingt es thatsächlich, diese Curve mit grosser Wahrscheinlichkeit zu construiren; es bleibt dabei nur durch Messungen noch zu entscheiden, ob die beiden Beschleunigungen auch durch einen Wachsthumsstillstand getrennt sind, was ja nicht als nothwendig anzusehen ist. Die rückläufige Bewegung fasse ich mit Pfeffer und Jost ebenso wie bei den Ranken als Folge des Autotropismus auf. Der Nachweis einer Doppelcurve würde diese Anschauung noch bestärken. —

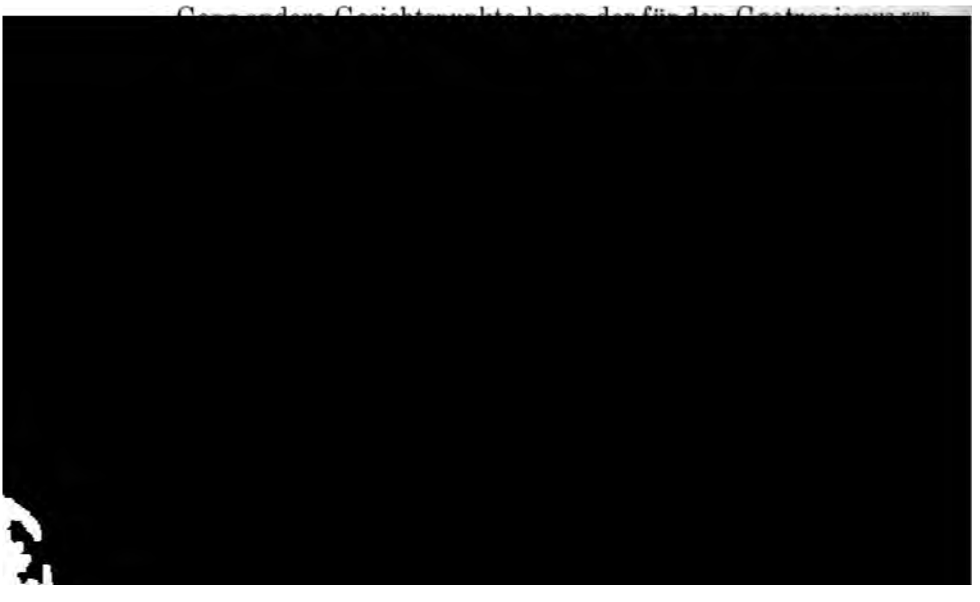
Aber auch zur Beurtheilung der tropistischen Reizvorgänge sind die haptotropen Krümmungen, von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus, nicht ohne Interesse. Sie sind nämlich, so weit ich sehen kann, die einzigen, bei denen es augenscheinlich ist, dass die Perception, die ihre Auslösung bedingt, lediglich an der

einen Seite des Organs erfolgt. Durch die Schwerkraft dagegen werden sehr zahlreiche Zellen im ganzen Querschnitt des Organs, soweit es empfindlich ist, gereizt, und für sämmtliche andere tropistische Reize z. B. Licht, Wärme, Feuchtigkeit u. s. w. ist es immerhin denkbar, dass die sämmtlichen Epidermiszellen im ganzen Umkreis des Organs durch die verschiedene Intensität, mit der der Reiz auf sie wirkt, an der Perception theilnehmen. Für den Contact aber genügt schon, falls nur die von Pfeffer näher präcisirten Bedingungen für die Perception gegeben sind, die Reizung einer einzigen oder einiger weniger Zellen, um das ganze Organ in den Reizzustand zu versetzen, der den Reactionseffect zur Folge hat. Der letztere kann also nur durch ein einheitliches correlatives Zusammenwirken aller Zellen zu Stande kommen, das nicht bedingt wird durch die verschiedene Betheiligung der verschiedenen Seiten an der Perception: eine jede Zelle im ganzen Querschnitt muss je nach ihrer Lage im System eine durch den Angriffspunkt der Reizursache vorher genau bestimmte, dem „polarisirten" Reizzustand des Organs entsprechende Action ausführen, die sich harmonisch unterordnet unter das grosse Ganze und so zu dem Verlauf der Reaction beiträgt. Und nur durch ein sehr verschiedenes Verhalten der einzelnen Zellen wird der Krümmungseffect möglich: die an der convex werdenden Seite müssen sich sämmtlich sehr bedeutend verlängern, die an der Peripherie der concaven dagegen bleiben fast unverändert.

In Anbetracht der Beziehungen zwischen Perception und Reaction, wie sie uns an den haptotropen Krümmungen entgegentreten, wird man sich die Frage vorlegen müssen, ob nicht etwas Aehnliches auch für die übrigen tropistischen Erscheinungen gelten könnte. Diese sind bisher in dieser Hinsicht nur von anderem Standpunkte aus beurtheilt worden. So vertritt für den Geotropismus bekanntlich Noll die Ansicht, der sich neuerdings auch Jost (II, p. 170) angeschlossen hat, dass zwar fast jede Zelle den Schwerereiz percipire, aber je nach ihrer Lage in ganz verschiedener Weise, indem in denen der einen Seite nur das Reizfeld für Wachsthumsbeschleunigung, in denen der anderen das für Hemmung gereizt werde. So kommt also nach ihm der Reactionsvorgang im wesentlichen zu Stande durch die Einzelreactionen der einzelnen Zellen. Es ist Noll nur gelungen, diese Anschauung für den Geotropismus durchzuführen, aber schon beim Heliotropismus scheinen sich ihr Schwierigkeiten in den Weg gestellt zu haben,

wenigstens vermisse ich hier die Zurückführung der Wachsthumsbeschleunigung und der Hemmung, die auch bei dieser Reaction Regel zu sein scheinen, zu der Erregung je besonderer Reizfelder in den antagonistischen Seiten. Er sagt zwar (II, p. 51): „Es kommt zunächst darauf an, zu zeigen, dass auch das Licht genau denselben Bewegungsmechanismus wie die Schwerkraft in Betrieb zu setzen vermag, sofern nur durch einen passenden Empfangsapparat für eine entsprechende Leistung des Lichtes gesorgt wird", begnügt sich aber dann doch damit, hervorzuheben, dass die „Reizstructur", d. h. der Perceptionsapparat, „nothwendig eine gewisse Polarität und eine gegebene feste Orientirung zum Pflanzenkörper besitzen" müsse (II, p. 52), hat also nicht versucht, auch hier den Reactionsvorgang aus den Einzelreactionen der verschieden percipirenden Zellen zu erklären. Ein solcher Versuch würde, wie genauere Ueberlegung lehrt, für den Heliotropismus und überhaupt alle anderen Tropismen nur sehr schwierig durchführbar sein und schon deshalb wird man seine Gültigkeit für den Geotropismus mit skeptischen Augen betrachten müssen.

Dem Standpunkt von Noll schliesst sich auch Němec (I, II) auf's engste an. Doch hat er seine Ansichten im einzelnen wenig ausgeführt. Auch nach seiner Meinung percipirt jede Zelle verschieden. Folge der Perception ist, dass in einer jeden derselben sich die untere und obere Zellwand in verschiedenem Maasse verlängert. Die „Endreaction wird natürlich erst durch verschiedene complicirte vorausgehende Vorgänge eingeleitet, was besonders für mehrzellige Organe . . . gilt" (I, p. 167). Thatsächlich kommt aber doch die Reaction nicht in erster Linie zu Stande durch eine Wachsthumsdifferenz der Zellmembran jeder Einzelzelle!



sitze, mit dem sie isolirt den Schwerereiz tropistisch empfinden könne (vergl. z. B. II, p. 235, 237, 252, 280, 282).

An der Hand der Verhältnisse bei den Ranken scheint mir nun die Frage durchaus berechtigt, ob nicht auch für Schwerkraft, Licht u. s. w. durch Reizung einer einzigen oder weniger Zellen, soweit sie in der Perceptionszone liegen, und durch Reizfortpflanzung von ihnen in einem vielzelligen Organ schon die Bedingungen geschaffen werden können, um einen gewissen Krümmungsvorgang auszulösen, mag derselbe möglicher Weise auch schwächer ausfallen als wenn sämmtliche dazu befähigte Zellen an der Perception theilnehmen. Für einige Tropismen, z. B. Heliotropismus, liesse sich diese Frage vielleicht entscheiden. Allerdings ist ja in Betracht zu ziehen, dass der Perceptionsvorgang in der isolirten Einzelzelle anders verlaufen kann als wenn sämmtliche Zellen zu einer lebenden Einheit im Organ verkettet sind (vergl. auch Czapek, III). Doch dürfte auch in diesem Falle die Perception, wenn auch verändert, wohl in einer jeden perceptorisch thätigen Zelle in gleicher Weise erfolgen; wenigstens ist eine solche Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen.

Ob für den Geotropismus eine besonders weitgehende Verkettung der Zellen bei der Perception vorkommt, lässt sich natürlich vorläufig nicht entscheiden. Mag die Perception nun erfolgen, wie sie will, so wird doch der Reactionsvorgang nur verständlich, wenn man annimmt, dass das ganze Organ in einen Reizzustand versetzt wird und dass die sämmtlichen Zellen, alle in differenter Weise, einheitlich zusammenarbeiten, worauf auch Czapek (III, p. 121) schon nachdrücklich hingewiesen hat und wie übrigens auch Noll früher (I, p. 505) annahm. Dazu ist es aber nicht nothwendig, dass sich in jeder Zelle die Perception in differenter Weise vollzieht. Denn auch bei den Ranken verhalten sich die Zellen an der convex werdenden Seite ganz anders wie an der concaven, obwohl doch nur in einer oder einigen wenigen Zellen das Reizfeld perceptorisch thätig gewesen ist. Dieses Reizfeld kann weder ein solches für Wachsthumsbeschleunigung noch auch ein solches für Hemmung sein und kann auch nicht beide Eigenschaften in sich vereinigen. Eine Erklärung ist bei keiner dieser Annahmen möglich. Wodurch die Verschiedenheiten auf beiden Seiten bedingt werden, wissen wir nicht. Wenn ich früher sagte, dass eben dafür ein durch die Angriffsrichtung des Reizes inducirter „polarer“ Reizzustand anzunehmen sei, so ist das natür-

lich nur eine Umschreibung der Thatsachen, aber noch keine Erklärung.

Auch sonst scheint mir nichts für das Noll'sche Reizfelderschema zu sprechen. Noll leugnet für einige Zellen im Querschnitt, nämlich die in einer „mittleren Gewebeschicht“ (IV, p. 468) und an den Flanken gelegenen, dass sie befähigt seien, den Schwerereiz zu percipiren, da sie sich in der „partiellen Ruhelage“ befänden, auf Grund seines Schemas und der Thatsache, dass eine herausgeschnittene Mittellamelle mit horizontal gelegten Schnittflächen sich nicht krümmt. Ob dieser Versuch besonders beweiskräftig ist, scheint mir aus den verschiedensten Gründen sehr fraglich (vergl. dazu auch z. B. Noll's Angabe, IV, p. 469). Auch haben ja die ganz neuerdings mitgetheilten Versuche von Haberlandt (I, p. 468 ff.) ein gegentheiliges Ergebniss gehabt. Ich kann mich also dieser Annahme, so lange ein anderer Beweis nicht erbracht ist, nicht anschliessen. Gegen Noll's Hypothese scheint mir ferner die trotz Fehlens des einen Reizfeldes vorhandene Krümmungsfähigkeit halbirter Sprosse zu sprechen, sofern aus solchen operirten Sprossstücken überhaupt etwas gefolgert werden darf [1]). Es scheint mir ferner nicht erforderlich zu sein, dass der Perceptionsapparat, wie es die Noll'sche Hypothese verlangt, einen polaren Bau habe. Denn eine Polarisation könnte ja sehr wohl erst durch die Reizung im Organ geschaffen werden. So kann ich mich auch Noll's weiterer Forderung, dass man eine Aenderung im Empfangsapparat für die heterogene Induction oder für den Fall, dass ein Organ seine Ruhelage ändert, annehmen müsse, nicht anschliessen. Doch darf ich hier nach den Ausführungen von Pfeffer (IV) und Czapek (II, p. 235 ff.) auf eine nochmalige Kritik verzichten. Da aber

1) Pfeffer bemerkt (IV, p. 24, Anm.): „Ebenso würden die speculativen Betrachtungen über das Reizfeld u. dergl. wohl in andere Bahnen gerathen sein, wenn Noll die in gewissen Fällen in klarster Weise gebotenen und für die Beurtheilung der Reizketten so überaus wichtigen räumlichen Trennungen von Perceptions- und Actionszone in Berücksichtigung gezogen hätte.“ Mir will scheinen, als ob diese Trennungen bei tropistischen Reizerscheinungen nicht ohne weiteres gegen Noll sprächen. Man könnte ja annehmen, dass die in Folge einer verschiedenen Perceptionsfähigkeit verschieden ausfallenden Impulse (für Wachsthumshemmung und -beschleunigung) geradlinig fortgeleitet würden und so die Zellen in der Actionszone zu einer verschiedenen Reaction veranlassten. Erst durch die Beobachtungen von Czapek (II, p. 232), dass Wurzeln mit halber Spitze doch den ganzen Krümmungsvorgang normal ausführen, würde ein gewichtiges Argument gegen Noll erbracht, sofern Czapek's Versuche eine localisirte Spitzenperception zu erweisen vermöchten.

Noll noch immer (vergl. z. B. IV, p. 492 ff., V, p. 418 ff.) eine solche Annahme für logisch nothwendig hält und auch z. B. Jost (II, p. 170) sich ihm hierin anschliesst, so will ich nur nachdrücklich darauf hinweisen, dass sie natürlich nur für den eine logische Forderung wird, der von der Noll'schen Ansicht vom polaren Bau des Reizfeldes, d. h. also von seiner „Abstimmung" auf plagiotrope oder orthotrope Ruhelage, ausgeht[1]). Ich möchte also glauben, dass die Reizfelderfiguren von Noll in keiner Weise dem Bau und den Eigenschaften der Reizfelder entsprechen, ich halte sie vielmehr nur für — allerdings sehr anschauliche — Bilder (Diagramme) für die Reactionen eines Organs in verschiedener Lage gegenüber dem Richtungsreiz. Darin also liegt auch lediglich ihr heuristischer Werth, auch z. B. für die Schlingpflanzen.

Und vollends scheinen mir die Reizfelderfiguren ihre Bedeutung als Abbilder der Perceptionsapparate zu verlieren, wenn man sieht, wie Noll bei seiner Auffassung genöthigt ist, für differente Reactionen gegenüber einer Reizursache an einem und demselben Organ differente Reizfelder anzunehmen. So sieht nach ihm (VI, p. 152 ff.) an den negativ geotropen Hypokotylen von *Cucurbita* das Reizfeld, d. h. also der Perceptionsapparat, der die geotropische Reaction veranlasst, ganz anders aus, wie das Reizfeld, von dessen Erregung die geomorphotische Reaction, die Ausbildung des Stemmorgans, abhängt. Denkbar wäre eine solche Annahme ja wohl, ich glaube aber doch, man wird mir zugeben, dass es wahrscheinlicher ist, dass durch einen einzigen, gleichartigen Perceptionsvorgang je nach den Qualitäten der lebenden Objecte eine Anzahl verschiedenartige Reactionen ausgelöst werden, als dass jedem Reactionsvorgang ein besonderer Perceptionsapparat zugeordnet ist.

Damit will ich diese Fragen verlassen, über die ja eine Entscheidung erst durch künftige Versuche, die sehr erwünscht wären, zu erwarten sein dürfte, denn auch die von Němec (II) beigebrachten Thatsachen beweisen für Umstimmungen im Perceptionsapparat nichts[2]). —

1) Wie mir Prof. Jost brieflich mittheilte, hält er diesen Einwand meinerseits für durchaus berechtigt. Er sei auch selbst während der Correctur seiner Arbeit schon auf ihn aufmerksam geworden.

2) Hervorzuheben wäre nur noch, dass auch Němec neuerdings (III, p. 350) zugiebt, dass beim Plagiotropwerden orthotroper Organe die Differenz nicht in den Perceptionsapparat verlegt zu werden braucht.

In Abschnitt II habe ich gezeigt, dass auch bei den „nicht allseits empfindlichen“ Ranken die Oberseite einen hohen Grad von Empfindlichkeit besitzt, die aber nicht durch eine Reaction, sondern lediglich durch eine Hemmung einer solchen, die nach einer Reizung der Gegenseite eintritt, wahrnehmbar wird. Auch habe ich es dort schon wahrscheinlich zu machen gesucht, dass es auf der oberen Seite der Contactreiz ist, für den diese Empfindlichkeit besteht. Dafür scheint mir abgesehen von allem anderen (vergl. p. 563 ff.) zu sprechen, dass es alle Uebergangsglieder zwischen allseits und nicht allseits reagirenden Ranken, wie ich nunmehr unterschieden habe, giebt und dass stärkerer Contact auf der Oberseite vielfach auch bei den letzteren eine, wenn auch schwache Contactkrümmung auszulösen vermag. Dahingegen ist aber schon der geringste Impuls im Stande, die durch entsprechende Reizung der Gegenseite inducirte Krümmung zu unterdrücken. Das ist ganz allgemein der Fall.

Die Empfindlichkeit der Oberseite, an und für sich schon merkwürdig genug, gewinnt noch durch die Möglichkeit ihres Nachweises an Interesse: Hätten wir die Krümmungsfähigkeit der Ranke bei Reizung der Unterseite nicht, so würde man vielleicht nicht so leicht etwas von der hohen Contactempfindlichkeit der Oberseite erfahren haben. Ein anderer ähnlicher Nachweis ist mir nicht bekannt. Allerdings hat man ja vielfach eine Empfindlichkeit für Reizursachen lediglich aus dem Ausbleiben oder der Veränderung einer Reaction gegen einen anderen Reiz, also durch Reizstimmungsänderungen sicher stellen können, doch liegen die Verhältnisse da im einzelnen insofern anders wie bei den Ranken, weil wir es bei ihnen nicht mit qualitativ verschiedenen Reizursachen zu thun haben, sondern mit ein- und derselben und mit deren verschiedenem Einfluss auf die verschiedenen Seiten des reactionsfähigen Organs in der empfindlichen Zone. Das setzt natürlich eine physiologische Dorsiventralität voraus.

Es wäre möglich, dass sich vielleicht bei anderen physiologisch dorsiventralen Organen etwas Aehnliches z. B. für Geotropismus oder Heliotropismus fände, dass also etwa nur eine Seite im Stande wäre, eine tropistische Krümmung auszuführen, während die Reizung der Gegenseite keine Reaction ergäbe, sondern nur eine Hemmung jener Krümmung hervorriefe. Ich habe bisher in der Literatur vergeblich nach solchen Beispielen gesucht. Jedoch wird es vielleicht künftig noch gelingen, solche zu finden.

Die für die Ranken beobachteten Thatsachen reihen sich, freilich nur in mancher Hinsicht, den Beobachtungen von Rothert (I) an Graskeimlingen an. Es gelang ihm für die Coleoptile der Paniceen festzustellen (I, p. 177 ff.), dass eine Empfindlichkeit für einseitigen Lichteinfall auch Zellen zukommt, die nicht im Stande sind, eine heliotropische Reaction auszuführen. Doch sind das Zellen in Zonen, deren Wachsthum schon völlig erloschen ist, während sich an den Ranken die empfindlichen Zellen der Oberseite gerade innerhalb des wachsthums- und reactionsfähigsten Theiles befinden. Auch für den Rheotropismus der Wurzeln hat Newcombe (I, p. 349 ff.) neuerdings gezeigt, dass in ausgewachsenen, 16 mm von der Wachsthumszone entfernten Zellen noch eine Empfindlichkeit besteht. Die Empfindlichkeit der Oberseite nicht allseits einrollbarer Ranken unterscheidet sich aber von der Empfindlichkeit der ausgewachsenen Paniceenkoleoptilen dadurch, dass diese tropistisch empfindlich sind, während jene eben nicht „krümmungsempfindlich“ sind, sondern nur in der angegebenen Weise auf die Perception reagiren. Jedenfalls ergiebt sich aus dem Nachweis der eigenartigen Empfindlichkeit der Rankenoberseite, die sich in keiner direct sichtbaren Reaction kundgiebt, ebenso wie aus der Empfindlichkeit der Koleoptilen der schon von Rothert ausgesprochene Satz, dass man nicht ohne weiteres aus dem Ausbleiben einer Reaction auf den Mangel einer Perceptionsfähigkeit schliessen darf. Dies kann nicht nachdrücklich genug betont werden, namentlich wenn man sieht, wie immer und immer wieder (vergl. z. B. Haberlandt, I, p. 461 ff.) aus dem Ausbleiben einer tropistischen Reaction in den Ruhelagen auf den Mangel einer Sensibilität überhaupt in derselben und in den entsprechenden Plasmahäuten geschlossen wird. So halte auch ich es für das Wahrscheinlichste, dass sämmtliche Zellen des pflanzlichen Organismus in höherem oder geringerem Grade bis zum Lebensende ein Empfindungsvermögen für äussere Reizursachen besitzen. Das Plasma ist eben dauernd in einem Reizzustand und es wird denselben ändern, so lange es lebt, wenn neue Reizursachen einwirken (Pfeffer, IV, p. 6 ff.).

Der Nachweis einer hohen Empfindlichkeit der Rankenoberseite ist nun, wie ich glaube, auch für die Auffassung anderer Reizvorgänge an Ranken nicht ohne Interesse. Correns hat gezeigt, dass die Ranken bei Erwärmung und bei Abkühlung eine Spitzeneinrollung erfahren, und dass eine solche auch bei Einwirkung

verschiedener chemischer Substanzen eintritt. Correns hält es nicht für nöthig (p. 10), „für ein und dasselbe Object eine verschiedene Empfindlichkeit gegenüber dem Contactreiz und dem Wärmereiz anzunehmen". Auch glaubt er, dass, wie bei den meisten Ranken die Empfindlichkeit gegen Contact auf der Unterseite besonders gross sei, so auch gegen Wärmeunterschiede. Ich halte es schon von vornherein für nöthig, anzunehmen, dass Temperaturschwankungen eine ganz andere Empfindlichkeit voraussetzen wie Contactreiz. Und fraglich ist es, ob die Unterschiede im Empfindungsvermögen der verschiedenen Rankenseiten grösser sind für Temperatur als für Contact. Auch dadurch, dass die Wärme auf den ganzen Rankenkörper gleichmässig einwirkt, könnte ja eine Reizkrümmung veranlasst werden. Dieselbe wäre dann also keine tropistische, sondern nach der Terminologie von Pfeffer (V, p. 287) eine nastische, und würde den durch Temperaturschwankungen hervorgerufenen Receptionsbewegungen der Blätter aufs nächste an die Seite zu setzen sein, denen sie ja auch durch die Mechanik der Reaction, wie schon erwähnt wurde, ganz auffallend gleicht. Diese Auffassung möchte ich für die wahrscheinlichste halten, ohne sie freilich beweisen zu können. —

Man hat sich heute daran gewöhnt, alle Lebenserscheinungen vom Standpunkt der „Zweckmässigkeit" zu betrachten. Wie und warum sich aber das so eigenartige, verschiedene Verhalten von Ober- und Unterseite bei den nicht allseits reagirenden Ranken ausgebildet hat, ist schwer zu verstehen. Es liegt der Gedanke nahe, dass sich diese Ranken aus allseits reagirenden entwickelt haben. Bei *Actinostemma* kommen ja beide Fähigkeiten, wie ich gezeigt habe, an ein- und derselben Ranke vor. Freilich wäre es

heiten im anatomischen Bau das Verhalten der Ranken erklären kann, habe ich in Abschnitt VI dargelegt.

Auch wissen wir natürlich nicht, in welchem Glied des Reizvorganges die Ursache zu suchen ist, die das Ausbleiben einer Reaction bei Reizung der Oberseite bedingt, ob es am Empfangsapparat liegt, an der Reizkette, an dem theilweisen Fehlen der Reactionsfähigkeit oder an einem der diese Theile vermittelnden Glieder. Aus der Thatsache, dass bei stärkerer Reizung des Empfangsapparates vielfach eine normale, wenn auch schwache Krümmung hervorgerufen wird, ist nur soviel zu entnehmen, dass er jedenfalls ebenso wie der der Unterseite percipiren kann und dass auch alle übrigen Glieder des „Reflexbogens“ nicht völlig fehlen, so auch nicht die Reactionsfähigkeit. Andererseits ist auch so viel gewiss, dass schon durch die schwächste Reizung der Oberseite ein neuer Reizzustand in dem Organ geschaffen wird, der sich eben nur in der Beeinflussung einer Reaction bei Reizung der Gegenseite äussert. Jedenfalls scheint mir an der Hand der Thatsachen vorläufig kein Grund für die Annahme vorzuliegen, dass bei den nicht allseits reagirenden Ranken das Reizfeld auf der Oberseite anders gebaut sei wie auf der Unterseite. Und aus der Induction eines neuen Reizzustandes in dem Organ in Folge der Reizung der Oberseite ist jedenfalls so viel zu entnehmen, dass auch eine Reizkette von dem gereizten Empfangsapparat in Thätigkeit gesetzt wird.

So interessant es auch wäre, einen tieferen Einblick in die Ursachen für die Verschiedenheiten der oberen und unteren Seite zu gewinnen, so würde damit doch noch nicht erklärt sein, warum durch eine Reizung der Oberseite die Krümmung nach der Unterseite hin gehemmt wird. Denn ich habe gezeigt, dass eine solche Hemmung auch bei den allseits gleich reagirenden Ranken allgemein vorhanden ist, und zwar lehren meine Messungen, dass bei sämmtlichen Ranken nicht nur die Krümmung gehemmt wird, sondern auch die gesammte jene begleitende Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone[1]). Für die allseits gleich reagirenden Ranken, an die ich mich zunächst halte, liegt bei oberflächlicher Betrachtung der Gedanke nahe, die Ursache für das Ausbleiben einer Krümmung einfach in das Gegeneinanderwirken der beiden angestrebten Reac-

1) Die Ranken verhalten sich also, wie es scheint, anders, als die geo- und heliotropisch gereizten Sprosse. Von ihnen sagt wenigstens Czapek (IV p. 349): „Gleichartige gegenseitige Impulse hemmen einander nie“.

tionen zu verlegen. Denn wohin soll sich das Organ krümmen, wenn auf antagonistischen Seiten gleichzeitig gleichgrosse Impulse ertheilt werden? Und doch haben wir einen Anhaltspunkt, der es in höchstem Maasse unwahrscheinlich macht, dass die Ursache allein in diesem Umstand beruht, ja dass es bei beiderseitiger Reizung überhaupt zu einem Auslösungsbestreben einer Reaction kommt, und der liegt in dem gänzlichen Ausbleiben einer Wachsthumsbeschleunigung in der Mittelzone. Ein solches würde bei jener Annahme ganz unverständlich bleiben, auch dann, wenn man etwa annehmen wollte, dass die Contactkrümmung zu Stande käme durch eine Wachsthumsbeschleunigung der convexen und eine Hemmung der concaven Seite, wofür ja irgend ein Grund nicht vorliegt. Denn aus der Beschleunigung der Mittelzone, die bei der Krümmung zu Tage tritt, geht hervor, dass die hypothetische Hemmung ihren Einfluss nicht bis zur Mittelzone geltend machen kann, und so würde auch bei Reizung der convex werdenden Gegenseite ein solcher hemmender Einfluss unmöglich die Mittelzone erreichen können.

In ein Verständniss werden wir also nur eindringen können, wenn wir annehmen, dass irgend welche Theilprocesse des gesammten Reizvorganges bei beiderseitiger Reizung anders ablaufen wie bei einseitiger. Zunächst wäre es denkbar, dass bei gleichstarker Reizung antagonistischer Seiten die Perception ganz anders erfolgte. Dagegen spricht jedoch die Thatsache, dass auch eine schon begonnene Krümmung noch durch Reizung der convex werdenden Seite so gut wie völlig aufgehalten werden kann. Die Krümmung beginnt bei vielen Ranken erst 1—2 Minuten nach dem Aufhören des kurzandauernden Contactes. Es ist wohl als sicher anzunehmen, dass in dieser Zeit vom Beginn der Reizung an die Perception vollständig erfolgt ist; jedenfalls aber muss das der Fall sein, wenn die Krümmung schon begonnen hat. Die erste Perception war also schon beendigt, wenn die zweite Reizung den Empfangsapparat erst zu beeinflussen vermochte. Ebenso unwahrscheinlich ist es aber, dass die erste Reizung auf der unteren Seite den Empfangsapparat auf der oberen Seite für die zweite Reizung verändert habe. Mit dieser Annahme wäre man zu der weiteren Annahme genöthigt, dass durch eine stärker als die erste ausgeübte Reizung der Unterseite der Empfangsapparat der Oberseite wieder restituirt würde, da ja in diesem Falle eine normale Krümmung nach dieser Seite hin eintritt. Ausserdem bliebe ja dann immer

noch zu erklären, warum die durch die erste Reizung angestrebte Krümmung und Wachsthumsbeschleunigung so ganz gehemmt wird. Berücksichtigt man ferner noch, dass bei gleichzeitiger Reizung die Empfangsapparate auf beiden Seiten zunächst noch unverändert sind, falls man nicht eine blitzschnelle Reizleitung nach der Gegenseite annehmen will, so wird man sehen, wie wenig dafür spricht, dass die Ursache der Hemmung in der Perception zu suchen sei. Aehnliches dürfte auch für das Uebergangsglied zwischen dieser und der Reizkette gelten.

Anders aber liegt die Sache mit der Reizkette selbst. Es ist sehr wohl möglich, dass die in diametraler Richtung entgegengesetzt angestrebten Reizleitungsvorgänge, die durch dieselbe Qualität des Reizes bedingt werden, sich nicht gegenseitig zu durchdringen vermögen und dass es deshalb zu gar keiner Reaction kommt. Die durch nachträgliche Reizung der convexen Seite bewirkte Hemmung einer schon begonnenen Krümmung scheint mir nicht dagegen zu sprechen: Denn wir wissen ja nicht, ob die ganze Stärke des Reizimpulses schon nach der convex werdenden Seite geleitet ist, wenn die Krümmung beginnt. Es ist vielmehr nach Analogie mit der Reizleitung im thierischen Organismus sehr wohl denkbar, dass die Leitung, bildlich gesprochen, in Form einer Welle erfolgt, deren Kamm erst nach Beginn der Reaction nach der convexen Seite gelangt. Da sich nun aber verschiedenartige Reizketten, so viel wir wissen, zu durchdringen vermögen, so muss man auch noch die weitere Möglichkeit, die ja auch mit jener oben erwähnten verbunden sein könnte, im Auge behalten, dass nämlich bei gleichzeitiger Reizung die Reizketten zu Stande kommen, aber die Uebergangsglieder von ihnen zur Reaction durch den Antagonismus der Impulse versagen. Für diese Annahme scheint mir sogar Manches zu sprechen. Eine weitere Aufhellung ist zur Zeit auf Grund der von mir beigebrachten Thatsachen, glaube ich, nicht möglich.

Auf die Verhältnisse bei den nicht allseits reagirenden Ranken möchte ich nicht näher eingehen, da wir ja schon bei der alleinigen Reizung der Oberseite die Ursachen für das Ausbleiben einer Reaction nicht kennen. Doch ist es sehr wohl denkbar, ja wahrscheinlich, dass auch an ihnen durch Reizung der Oberseite die in Folge einer Reizung der Unterseite angestrebte Reizkette oder die Uebergangsglieder zwischen ihr und der Reaction unmöglich gemacht werden. Denn meine Ausführungen für die allseits reagirenden

Ranken gelten zum grössten Theil auch für die nicht allseits reagirenden.

Gar keinen Einblick haben wir vorläufig in die Vorgänge, die es bewirken, dass die durch Temperaturschwankungen und durch Decapitation veranlassten Reizkrümmungen ebenfalls durch oberseitigen Contact gehemmt werden. Welche Theilprocesse des ganzen Reizvorganges da beeinflusst werden, können wir vorläufig nicht erschliessen. Nur soviel ist wohl sicher, dass durch die Decapitation der Empfangsapparat der Oberseite nicht verändert wird, da sich der Einfluss einer oberseitigen Reizung auf die Decapitationskrümmungen auch dann noch geltend macht, wenn jene längere Zeit vor der Decapitation vorgenommen war.

Bleibt auch bei gleichstarker Contactreizung auf antagonistischen Seiten jede Reaction und jede Wachsthumsbeschleunigung aus, so wird dadurch gleichwohl der Reizzustand des ganzen Organs geändert. Das geht schon daraus hervor, dass bei nunmehriger Reizung einer dritten, rechtwinklig zu jenen gelegenen Seite die Krümmung ganz oder zum Theil ausbleibt. In dieser Erscheinung liegt principiell nichts anderes vor, als was sich für die Wirkung einer Reizursache im Weber'schen Gesetz ausdrückt. Dasselbe scheint denn auch nach meinen Beobachtungen für jene Verhältnisse Gültigkeit zu besitzen. Natürlich würde man sich nicht wundern können, wenn der Reizzustand, der durch gleichstarke antagonistische Reizung zu Stande kommt, eine einheitliche Reaction, z. B. etwa eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung des ganzen Querschnitts, zur Folge hätte. Man sieht aus dieser Betrachtung, dass man, wäre eine solche nachweisbar, nicht ohne weiteres berechtigt sein würde, sie auf die Einzelreactionen der beiden einseitig angreifenden Reizursachen zurückzuführen, da eben



Abschnitt IX.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Das Wachsthum ungereizter Ranken erfolgt intercalar, am intensivsten im unteren Theil und nimmt nach der Spitze zu allmählich ab. Man kann zwei durch eine Zeit geringen Zuwachses getrennte Phasen unterscheiden, deren erste die Streckung und deren zweite die Alterseinrollung bewirkt.

Nach dem Verhalten gegen Contact kann man unterscheiden allseits reagirende und nicht allseits reagirende Ranken. Jene führen auf allen Seiten annähernd gleich gut Krümmungen nach der durch Contact gereizten Stelle aus, diese nur nach der Unterseite, schwächer auch nach den Flanken, dagegen garnicht oder doch nur sehr unbedeutend nach der Oberseite. Gleichwohl besitzt auch bei ihnen die Oberseite eine sehr grosse Empfindlichkeit gegen Contact, die sich aber nicht in einer Reaction äussert, sondern nur in der Fähigkeit, eine durch unterseitige Reizung inducirte Contactkrümmung zu hemmen. Reizung der Oberseite hemmt local auch die durch Temperaturschwankungen und durch Verwundungen *(Passiflora)* veranlassten Krümmungen. Doch pflanzt sich im letzteren Falle der Reiz von der Wunde durch die an der Reaction gehemmte Stelle basalwärts fort, so dass er unterhalb derselben nochmals eine Krümmung bewirkt. Schon sehr schwache Impulse, die an der Oberseite ertheilt werden, machen sich hemmend bemerkbar. Auch bei den allseits reagirenden Ranken hemmt Contact an der Gegenseite eine angestrebte Krümmung, selbst dann, wenn sie schon begonnen hat.

Sowohl die Contactkrümmung wie auch ihre Ausgleichung wird von einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone begleitet. Die Einkrümmung kommt dadurch zu Stande, dass die Beschleunigung von der Peripherie der convexen Seite nach der der concaven allmählich abnimmt, an der eine Beschleunigung nicht mehr stattfindet; die Rückkrümmung dadurch, dass das beschleunigte Wachsthum umgekehrt vertheilt ist. Die beiden Wachsthumsbeschleunigungen der Mittelzone sind durch eine kürzere oder längere Zeit völligen Wachsthumsstillstandes getrennt. Die von Darwin gemachte Annahme, wonach die Rankenkrümmungen durch Turgorvariation zu Stande kommen, ist also nicht richtig, ebensowenig auch die von Sachs-De Vries, da auch die Mittelzone eine

Beschleunigung erfährt und die concave Seite im Wachsthum nicht absolut verlangsamt wird. Bei der beschriebenen Mechanik ist die Annahme einer Reizleitung von der Contactstelle nach der Gegenseite unabweisbar.

Reizung antagonistischer Seiten verändert bei allen Ranken, allseits wie nicht allseits reagirenden, das Wachsthum nicht in nachweisbarer Weise.

Mechanische Biegungen, die man den Ranken aufzwingt, werden auffallend ähnlich wie Contactkrümmungen ausgeglichen, indem dabei die Mittelzone eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung erfährt.

Auch an solchen Ranken, die an einer Krümmung gehindert werden, tritt nach einem Contact, bei *Passiflora* wenigstens, die doppelte Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone, wenn auch in abgeschwächtem Maasse, ein. Die erste entspricht der Ausbildung eines Krümmungsbestrebens, die zweite dem Ausgleich desselben.

Eine Betheiligung des Turgors an den Reizkrümmungen lässt sich nicht erweisen und ist auch nicht wahrscheinlich. Plasmolyse tritt an abgeschnittenen Ranken in Salzlösungen hoher Concentration, von der Schnittwunde beginnend, erst nach längerer Zeit ein. Werden an ihnen Krümmungen ausgeglichen, so kann dies noch die Folge von Wachsthum sein.

Beziehungen zwischen der verschiedenen Reactionsfähigkeit der Seiten nicht allseits reagirender Ranken und deren anatomischem Bau bestehen nicht. Die Verschiedenheiten werden nur bei Annahme einer physiologischen Dorsiventralität verständlich.

Die Umschlingung einer Stütze erfolgt nach derselben Mechanik wie die Krümmungen bei kurzem Contact. Die Peripherie der concaven Seite wird selbst durch dauernden Contact niemals zu



kann nicht in der Compression gesucht werden, die die Zellen an der Concavseite durch die Einkrümmung erfahren. Wahrscheinlich wird vielmehr die Ungleichheit der Verhältnisse als Reiz empfunden, die auf den verschiedenen Seiten des Organs durch die Reaction hergestellt worden sind.

Die haptotropen Krümmungen unterscheiden sich von den sonstigen tropistischen Krümmungen durch die Wachsthumsbeschleunigung der Mittelzone, stimmen dagegen in vieler Hinsicht mit den Receptionsbewegungen der Laub- und Blüthenblätter auffallend überein. Auch für diese dürfte das Auftreten der Wachsthumsbeschleunigung in der Mittelzone als Doppelcurve bezeichnend sein.

Die haptotropen Krümmungen sind auch für die Beurtheilung tropistischer Reizvorgänge von Interesse, weil bei ihnen durch Reizung weniger Zellen das ganze Organ in den Reizzustand versetzt wird, der die Reaction auslöst. Aehnliches ist für Schwerkraft, Licht u. s. w. möglich. Die Noll'sche Reizfelderhypothese, die von anderen Voraussetzungen ausgeht, ist deshalb nicht zwingend und auch aus anderen vorgebrachten Gründen wohl kaum berechtigt.

Die Ursachen, die es bedingen, dass Reizung der Oberseite nicht allseits reagirender Ranken keine Reaction auslöst, lassen sich vorläufig nicht präcisiren.

Bei Reizung antagonistischer Seiten allseits reagirender Ranken kommt die Hemmung jeglicher Krümmung nicht durch das Gegeneinanderwirken der ausgelösten Reactionszustände, ebensowenig dadurch zu Stande, dass durch Veränderungen im Perceptionsapparat ein abweichender Reizzustand geschaffen wird. Die Ursache dafür ist vielmehr entweder darin zu suchen, dass sich die beiden Reizketten nicht zu durchdringen vermögen, oder dass die Zwischenglieder von ihnen zur Reaction durch den Antagonismus der Impulse versagen.

Eine in Folge von Reizung antagonistischer Seiten eines Organs eintretende Reaction darf nicht nach den Einzelreactionen der einseitigen Reizungen beurtheilt werden, da sie durch einen Reizzustand ausgelöst worden sein kann, der keine Aehnlichkeit mit einem der durch einseitige Reizung bewirkten Reizzustände zu haben braucht.

Literatur-Verzeichniss.

Asa Gray, I. Edinb. new philosophical journal 1859, Bd. 10, p. 307 ff.

Baillon, I. La sensibilité des plantes (Revue scientif. ser. III, Bd. 15. Paris 1888, p. 52 ff., p. 221 ff.).

Baranetzky, J., I. Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen (Flora, Bd. 89, 1901, p. 138 ff.).

Bianconi, G. G., I. Alcune ricerche sui capreoli delle Cucurbitacee. Bologna 1855.

Borzi, A., I. Anatomia dell'apparato senso-motore dei cirri delle Cucurbitacee (Nota preventiva; Atti della reale academ. dei Lincei, ser. V, Bd. 10, 1901, p. 395 ff.).

Candolle, C. de, I. Observations sur l'enroulement des vrilles (Archives d. scienc. phys. et natur. Nouv. pér., Bd. 58, 1877, p. 5 ff.).

Correns, C., I. Zur Physiologie der Ranken (Botan. Zeitung, Bd. 54, 1896, Abth. I, p. 1 ff.).

II. Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs (Flora, Bd. 75, 1892, p. 87 ff.).

Czapek, F., I. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 243 ff.).

II. Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898, p. 175 ff.).

III. Ueber den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, Generalversh. p. 116 ff.).

IV. Ueber Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus (Sitzber. d. kais. Acad. d. Wiss. zu Wien, Math.-naturwiss. Kl., Bd. 104, 1895, Abth. I, p. 337 ff.).

Darwin, Ch., I. Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Deutsch von V. Carus, 1876.

Duchartre, P., I. Observations sur les vrilles des Cucurbitacées (Bull. de la soc. botan. de France, Bd. 38, 1886, p. 10 ff., p. 157 ff.).

Fitting, H., I. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Vorläufige Mittheilung (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 20, 1902, p. 373 ff.).

Haberlandt, G., I. Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1902, p. 447 ff.).

Hofmeister, W., I. Ueber die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen (Ber. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 12, 1860, p. 175 ff.).

Jost, L., I. Beiträge zur Kenntniss der nyctitropischen Bewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 345 ff.).

II. Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze (Biolog. Centralblatt, Bd. 22, 1902, p. 161 ff.).

Knight, Th. A., I. On the motion of the tendrils of plants (Philosoph. Transact. of the roy. soc., London 1812, p. 314 ff.).

Kraus, G., I, Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze, II (Abhandlgn. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle, 1882, Bd. 15, p. 49 ff.).

Leclerc du Sablon, M., I. Recherches sur l'enroulement des vrilles (Ann. scienc. naturelles, sér. VII, Bot. Bd. 5, 1885, p. 5 ff.).

ougal, D. T., I. The tendrils of *Passiflora coerulea* (Botan. Gazette, Bd. 17, 1892, p. 205 ff.; Bd. 18, 1893, p. 123 ff.).

Mac Dougal, D. T., II. The mechanism of curvature of tendrils (Annals of botany, Bd. 10, 1896, p. 373 ff.).
III. Ueber die Mechanik der Windungs- und Krümmungsbewegungen der Ranken (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 14, 1896, p. 151 ff.).
IV. A contribution to the physiology of tendrils (Bull. Torrey Botan. Club. New-York Bd. 25, 1898, p. 65 ff.).
V. The physiology of tendrils (Botan. Centralblatt, Bd. 66, 1896, p. 145 ff.).
VI. Irritability and movement in plants (Popular Science Monthly, 1895).
VII. Inter-twining of tendrils (Botan. Gazette, Bd. 18, 1893, p. 396 ff.).
Mohl, H., I. Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
Müller, O., I. Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen (Cohn's Beiträge z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 4, 1887, p. 97 ff.).
Němec, B., I. Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 80 ff.).
II. Ueber das Plagiotropwerden orthotroper Wurzeln (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 19, 1901, p. 310 ff.).
III. Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 20, 1902, p. 339 ff.).
Newcombe, Fr. C., I. The rheotropism of roots (Botan. Gazette, Bd. 23, 1902, p. 177 ff.).
Noll, F., I. Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen (Arbeiten des botan. Inst. Würzburg, Bd. 3, 1888, p. 496 ff.).
II. Heterogene Induction. Leipzig 1892.
III. Das Sinnesleben der Pflanzen (Ber. d. Senckenberg. Gesellsch. 1896, p. 169 ff.).
IV. Ueber Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900, p. 457 ff.).
V. Zur Controverse über den Geotropismus (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 20, 1902, p. 403 ff.).
VI. Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen (Landw. Jahrb. 1901, Ergänzungsband I, p. 145 ff.).
VII. Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (Landw. Jahrb. 1900, p. 361 ff.).
Penhallow, D. P., I. Mechanism of Movement in *Cucurbita*, *Vitis* and *Robinia* (Proceed. and Transact. roy. soc. of Canada, Bd. 4, 1887, Lect. IV, p. 49 ff.).
Pfeffer, W., I. Zur Kenntniss der Contactreize (Unters. aus d. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, 1881—85, p. 483 ff.).
II. Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1873, p. 159 ff.
III. Periodische Bewegungen der Blattorgane, Leipzig 1875.
IV. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Separatabdr. aus Ber. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 1893).
V. Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., 1881.
Rothert, W., I. Ueber Heliotropismus (Cohn's Beiträge z. Biolog. d. Pflanzen, Bd. 7, 1896, p. 1 ff.).
Schenk, H., I. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, I (Schimper's Botan. Mittheilgn. aus d. Tropen, Heft 4).
Vries, H. de, I. Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken (Arbeiten des botan. Inst. Würzburg, Bd. I, 1874, p. 302 ff.).

Vries, H. de, II. Ueber die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe. Vorl. Mittheilg. (Botan. Zeitung, Bd. 37, 1879, p. 830 ff.).

III. Over de bewegingen de ranken van *Sicyos* (Verslagen en Mededeelingen d. kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam, ser. II, Bd. 15. 1880, p. 51 ff.).

IV. Sur l'injection des vrilles comme moyen d'accélérer leurs mouvements (Archives néerlandaises, Bd. 15, 1880, p. 269 ff.).

V. Ueber die Aufrichtung des gelagerten Getreides (Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 9, 1880, p. 473 ff.).

VI. Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes végétaux (Archives néerlandaises, Bd. 15, 1880, p. 295 ff.).

Worgitzky, G., I. Vergleichende Anatomie der Ranken (Flora, Bd. 70, 1887, p. 2 ff.).

Wortmann, J., I. Zur Kenntniss der Reizbewegungen (Botan. Zeitg., Bd. 45, 1887, p. 785 ff.).

II. Ueber die rotirenden Bewegungen der Ranken (Botan. Zeitg., Bd. 45, 1887, p. 49 ff.).

Der
Oeffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien.

Von

A. Ursprung.

Mit 5 Figuren im Text.

Die Zahl der Abhandlungen, welche über den Mechanismus beim Oeffnen und Schliessen der Früchte und Sporangien erschienen sind, ist eine ausserordentlich grosse, und besonders das Farnsporangium wurde von verschiedenen Forschern zum Gegenstand eingehender Studien gemacht.

Die im Jahre 1885 erschienene Arbeit von Leclerc du Sablon[1]) bildete den ersten Versuch, den Oeffnungsmechanismus der Sporangien bei den verschiedenen Unterabtheilungen der Pteridophyten klarzulegen. Die spätern Beobachtungen bezogen sich beinahe ausschliesslich auf das Polypodiaceensporangium und erst in jüngster Zeit wurden eingehendere Untersuchungen über das Makrosporangium von *Selaginella* angestellt. Während nun der anatomische Teil der Leclerc'schen Arbeit mit wenigen Ausnahmen auch heute noch als richtig erkannt wird, so ist der auf das Oeffnen sich beziehende physikalische Theil nicht mehr befriedigend; die Angaben über den Oeffnungsmechanismus sind ungenügend, zum Theil auch unrichtig. Es machte sich daher das Bedürfniss geltend, den Oeffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien einem erneuten Studium zu unterwerfen. In der vorliegenden Abhandlung war ich bestrebt die genannte Lücke auszufüllen.

Die Beobachtungen erstrecken sich auf die verschiedenen Gruppen der Pteridophyten, sofern die betreffenden Sporangien bei Wasserzusatz bezw. -entzug überhaupt Bewegungen ausführten und

---

1) Leclerc du Sablon, Recherches sur la dissémination des spores chez les cryptogames vasculaires. Ann. scienc. nat. Sér. VII, T. II, 1885.

sofern sie nicht durch Uebereinstimmung im Bau und in der Anordnung der mechanisch wirksamen Zellen auf schon bekannte Fälle zurückzuführen waren. Es handelt sich im folgenden nur um Bewegungen, welche an bereits aufgesprungenen Sporangien durch Anfeuchten bezw. Austrocknen zu Stande kommen und also auf rein physikalische Kräfte zurückzuführen sind.

I. *Filicinae.*

A. *Filices.*

a) *Leptosporangiatae.*

1. Das Polypodiaceensporangium wurde schon so eingehend untersucht, dass es hier übergangen werden kann. Es dient uns als Typus für die Sporangien mit unvollständigem Ring.

2. Als Sporangium mit vollständigem Ring wählte ich zur Untersuchung eine Hymenophyllacee, die zufällig als Herbarmaterial vorhanden war, nämlich *Trichomanes Motleyi* V. D. Bosch. Die einzelnen Annuluszellen sind ähnlich gebaut wie bei den Polypodiaceen und auch der Oeffnungsmechanismus entspricht dem der Polypodiaceen. Die dünne Aussenmembran der Ringzellen stülpt sich beim Verdunsten des Wassers ein und das Sporangium öffnet sich an einer vorgebildeten Stelle, um nach kurzer Zeit die für den Cohäsionsmechanismus so typischen Sprünge auszuführen. Dieselben sind bedeutend kleiner als bei den Polypodiaceen, was auf die äusserst geringe Grösse des ganzen Sporangiums zurückzuführen ist. Da mit Rücksicht auf den Oeffnungsmechanismus die Lage des Ringes und der Bau der Annuluszellen von dem

4. Eine eingehendere Untersuchung erfordern die Schizaeaceen wegen der abweichenden Lage des Annulus. Als Untersuchungsmaterial diente mir eine als *Aneimia densa* L. bezeichnete Species aus dem Herbar des botanischen Instituts der Universität Berlin. Die Schizaeaceen besitzen bekanntlich einen vollständigen, transversal nahe dem Scheitel gelegenen Ring, der aus Zellen mit stark verdickten und verholzten Radial (*r* Fig. 1)- und Innenwänden besteht; die Aussenwände bleiben dünn. Die Annuluszellen sind in der Längsrichtung des Sporangiums stark gestreckt. Die Verdickungen der Transversalwände (*t* Fig. 1) sind bedeutend weniger stark ausgebildet, wodurch die Bewegungsfähigkeit des Annulus sehr gesteigert wird. An Querschnitten durch den Ring kann man sehen, dass die an den Sporenraum grenzende Partie der Innenwand heller gefärbt ist, als die nach dem Lumen der Ringzellen gekehrte Seite; beide Theile zeigen jedoch mit Phloroglucin und Salzsäure intensive Holzreaction. Es ist ferner ein deutliches Stomium ausgebildet, das sowohl in der Flächenansicht, als auch auf Querschnitten an dem abweichenden Bau der Zellen zu erkennen ist[1]); die Oeffnung erfolgt an einer anatomisch genau vorgezeichneten Stelle, die wegen des geringen radialen Durchmessers der angrenzenden Ringzellen und zweifelsohne auch wegen einer besonderen Struktur der Wände, zwischen welchen die Dehiscenz erfolgt, eine sehr geringe Festigkeit besitzt.

Figur 1.

Die alten Sporangien, die schon lange im Herbar lagen — wahrscheinlich wurden sie zur Zeit Alex. Braun's eingelegt — zeigten Oeffnungen von 45°—90°, d. h. die Länge des Bogens, um welchen die Spaltenränder auf einem Querschnitt von einander entfernt waren, schwankte zwischen den genannten Extremen. Beim Durchtränken mit Wasser, was am besten durch Eintauchen in ausgekochtes Wasser oder durch kurzes Aufkochen mit Wasser geschieht, schliessen sich die Sporangien wieder. Beim darauffolgenden Eintrocknen führen sie, falls sie mit dem Sporophyll verbunden sind, mehrere ruckweise Bewegungen aus; die freien Sporangien machen einen oder mehrere Sprünge, die eine Weite bis zu 1 cm erreichen können. Die Oeffnung der zur Ruhe gekommenen Sporangien beträgt ca. 120°.

1) Ich verweise auf die Abbildungen in Goebel's Organographie p. 761 und 764.

Eine genauere Beobachtung ergiebt, dass die Oeffnungsbewegung beginnt, während die Ringzellen noch mit Wasser gefüllt sind. Der Ring, den wir in geometrischer Hinsicht mit dem Mantel eines abgestumpften Kegels vergleichen können, zeigt das Bestreben, sich in eine Ebene abzurollen. Die Krümmungsänderungen des Annulus sind hier aber lange nicht so stark wie bei den Polypodiaceen, dort fand nicht nur eine Geradstreckung, sondern sogar eine äusserst starke entgegengesetzte Krümmung statt, während sich hier der Mantel nicht einmal in eine Ebene auszubreiten vermag; die schon genannten 120° geben das Maximum der von mir beobachteten Oeffnung an. Die dünne Aussenwand wird eingestülpt und die peripheren Kanten der verdickten Radialwände nähern sich gegenseitig. Ist die Summe der von der Biegungselasticität der verdickten Innenwand und der Zugelasticität der eingestülptnn dünnen Aussenwand herrührenden Kräfte grösser als die Cohäsion des Wassers, so „springt" die Zelle. Springen alle Zellen zu gleicher Zeit, so führt das Sporangium nur eine einzige ruckweise Bewegung aus, im andern Fall sind mehrere Sprünge zu beobachten. Das Lumen wird hierdurch plötzlich vergrössert und die Verdunstung gesteigert; es dauert nicht lange, so fangen die Wände selbst an Wasser abzugeben und die Zelle geht darauf durch rein hygroskopische Bewegungen in den stabilen Trockenzustand über. Der Riss, der beim Oeffnen zuerst im Annulus entsteht, dehnt sich dann passiv auch auf den unterhalb des Ringes gelegenen Theil des Sporangiums aus und erweitert sich zu einer breiten Spalte, aus der die Sporen entleert werden können.

Ich hielt es nicht für überflüssig nachzuweisen, dass der Annulus allein activ an der Oeffnung betheiligt ist. Ist diese Ansicht richtig, so muss der isolirte Ring dieselben Bewegungen aus-

wie schon bemerkt, bei *Aneimia* nicht der Fall; an den unterhalb des Ringes gelegenen, dünnwandigen Zellen konnte ich zwar Verkürzungen beobachten, die in der Längsrichtung bis zu 19%, in der Breite bis zu 43% betrugen; in Folge des übereinstimmenden Verhaltens von Innen- und Aussenseite sind aber auf beiden Seiten gleiche Contractionen vorhanden. Wenn hiernach die dünnwandigen Zellen für den Oeffnungsmechanismus zwar auch keine Bedeutung haben, so sind sie anderseits doch für die mit dem Eintrocknen bezw. Oeffnen verbundene Grössenabnahme in erster Linie maassgebend.

Aus dem bisher Mitgetheilten geht hervor, dass sowohl der Cohäsions- als auch der hygroskopische Mechanismus bei der Oeffnung des Sporangiums eine Rolle spielen. Den folgenden Beobachtungen lag die Absicht zu Grunde, zu untersuchen, welcher Theil der Bewegung durch den hygroskopischen und welcher Theil durch den Cohäsionsmechanismus bedingt ist.

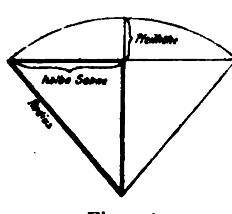
Betrachten wir zuerst das Oeffnen. So viel ist ohne weiteres klar, dass das Springen durch plötzliche Ueberwindung der Cohäsion erfolgen muss, während der stabile geöffnete Zustand nur bei vollständiger Lufttrockenheit der Membran beibehalten werden kann. Eine weitere Frage ist die, ob der Cohäsionsmechanismus einzig und allein für das Springen verantwortlich gemacht werden kann und ob ihm jede Betheiligung am eigentlichen Oeffnen d. h. an der Ueberführung des Sporangiums aus dem stabilen feuchten in den stabilen trockenen Zustand abgeht. Es handelt sich mit anderen Worten darum, zu entscheiden, ob Springen und Oeffnen zwei scharf von einander zu trennende Erscheinungen sind, von denen die erste auf Cohäsion, die letztere auf Hygroskopicität zurückzuführen ist. Obschon die genannte Frage noch nirgends präcis formulirt wurde, so ergiebt doch eine Durchsicht der Litteratur, dass auf der einen Seite mehr oder weniger stillschweigend für die erste, auf der anderen Seite für die zweite der genannten beiden Möglichkeiten eingetreten wird.

Gelingt es zu zeigen, dass der hygroskopische Mechanismus allein eine Ueberführung aus dem geschlossenen in den offenen Zustand herbeiführen kann, so sind wir berechtigt zwischen „Springen“ und „Oeffnen“ scharf zu unterscheiden. Bringt man nun ein geöffnetes Sporangium auf dem Objectträger in den dampfgesättigten Raum d. h. unter eine, mit feuchtem Filtrirpapier ausgekleidete, über Wasser stehende Glasglocke, so schliesst es sich nach kurzer

Zeit; durch vorsichtiges Anhauchen ist dasselbe zu erreichen. Lässt man die so behandelten Objecte austrocknen, so zeigen sie deutliche Oeffnungsbewegungen, aber ohne Springen. Die Thatsache, dass das eine Mal ruckweise Bewegungen stattfinden, das andere Mal fehlen, ist ein deutlicher Beweis dafür, dass im zweiten Fall der Cohäsionsmechanismus völlig unbetheiligt ist. Das Oeffnen des Schizaeaceensporangiums erfolgt somit auf rein hygroskopischem Wege, das Springen ist eine auf Cohäsionsmechanismus beruhende, für eine rasche Sporenausstreuung höchst zweckmässige Einrichtung.

Es erübrigt nun noch etwas näher auf den hygroskopischen Mechanismus einzugehen. Hier sind a priori drei Fälle denkbar: 1. die verdickte Innenwand ist allein activ, 2. die dünne Aussenwand allein ist activ, 3. die Innen- und Aussenwände sind activ und unterstützen sich gegenseitig.

Dass die verdickte Innenwand activ ist, ergiebt sich am unzweideutigsten aus dem Verhalten dünner Ringquerschnitte. An einem solchen Querschnittsstück, das natürlich keine unversehrten Zellen enthalten kann, bildet die nach dem Sporenraum zu gelegene Begrenzung der Ring-Innenwand einen Bogen; die Pfeilhöhe dieses Bogens d. h. der senkrechte Abstand zwischen der seine beiden Endpunkte verbindenden Sehne und der ihr parallelen Tangente betrug in dem von mir gemessenen Falle im trockenen Zustand 1,3 Einheiten, im feuchten, bei gleicher Sehnenlänge 2,2 Einheiten, die betreffenden Krümmungsradien verhielten sich wie 39 : 24[1]). Aehnliche Verhältnisse finden wir auch bei den Krümmungsradien des unverletzten Ringes im trockenen und feuchten Zustande.



Figur 2.

Für die Bewegungen des Ringquerschnittes war die dünne Aussenmembran ohne Einfluss, denn sie zeigte im trockenen Zustand eine Einstülpung nach dem Zellinnern; aus dieser Beobachtung folgt mit Sicherheit, dass sie auch an der Bewegung unversehrter Ringzellen nicht activ beteiligt sein kann. Das eben genannte Verhalten der Aussenwand bringt es mit sich, dass sie beim Oeffnen des Sporangiums verbogen werden muss. Es ist nun aber auf-

1) Der Krümmungsradius (Fig. 2) berechnet sich aus einem rechtwinkligen Dreieck, dessen Hypotenuse der gesuchte Radius ist, die grosse Kathete ist gleich dem Radius vermindert um die Pfeilhöhe, die Länge der kleinen Kathete entspricht der halben Sehne, in unserm Fall 10 Einheiten.

fallend, das dieses Verbiegen immer in einer einfachen Einstülpung besteht; denn wenn es sich, wie man wohl a priori anzunehmen geneigt ist, um eine rein passive Erscheinung handelt, so ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum nur Einstülpungen und nicht ebenso häufig auch Ausstülpuugen und wellenartige Verbiegungen vorkommen sollen. Das eben besprochene Verhalten kann nun meiner Ansicht nach, allgemein betrachtet, auf drei verschiedene Arten zu Stande kommen. 1. Die Aussenwand der Ringzellen ist bekanntlich auch am geschlossenen Sporangium nicht in eine Ebene ausgebreitet, sondern weist eine dem betreffenden Theil der Sporangiumoberfläche entsprechende Krümmung auf. Das untere Ende einer Annuluszelle ist mit dem oberen Ende durch die Aussenwand in Form eines Bogens verbunden. Falls nun die Aussenwand die Fähigkeit besitzt, sich beim Eintrocknen in Richtung der verdickten Radialwände genügend zu contrahiren, so muss sie dabei das Bestreben zeigen, die beiden Zellenden auf dem kürzesten Wege mit einander zu verbinden, den Bogen also in eine Gerade überzuführen. Da die steifen Radialwände eine solche Contraction für die direct angrenzenden Aussenwandtheile unmöglich machen, so kann eine Geradestreckung nur in der Mitte zwischen den Radialwänden geschehen, was nothwendig eine rinnenförmige Einstülpung der Aussenwand zur Folge haben muss. Wenn es mir auch nicht gelang durch eine Messung der Contractionsfähigkeit der Aussenmembran die Unrichtigkeit der gegebenen Erklärung direct nachzuweisen, so dürfte dies doch auf indirectem Wege, wenigstens bis zu einem gewissen Grade möglich sein. Zieht sich nämlich die Aussenwand in ihrer Längsrichtung ansehnlich zusammen, so muss nach allem, was wir bis jetzt über das Verhalten solcher Membranen wissen, die Contraction in der Querrichtung mindestens ebenso stark sein. Eine deutlich nachweisbare Contraction in der Querrichtung ist nun aber nicht vorhanden und daher auch eine Zusammenziehung in der Längsrichtung so viel wie ausgeschlossen. Ferner hat der Bogen, auf welchem die Aussenmembran das untere Zellende mit dem obern verbindet, einen so grossen Krümmungsradius, dass durch eine Geradstreckung unmöglich eine so tiefe Rinne entstehen könnte, wie sie thatsächlich zu beobachten ist. 2. Da wegen des raschen Eindringens des Wassers das Zelllumen im trockenen Zustand als luftverdünnter Raum angesehen werden muss, so dürfte man leicht geneigt sein, die Einstülpung auf die Wirkung des äusseren Luftdruckes zu setzen. Ich liess nun die

Sporangien in einem Raum sich öffnen, in dem die Luft bis auf 10 mm Hg verdünnt war. Da aber auch in diesem Falle die Einstülpungen dieselben blieben, so war die Unrichtigkeit dieses Erklärungsversuches erwiesen. 3. Es bleibt nun meiner Meinung nach nur noch übrig anzunehmen, dass die Aussenmembran sich deshalb einstülpt, weil sie schon früher durch die Adhäsion am Füllwasser nach innen gezogen wurde und daher auch später — besonders wenn beim Zurückspringen noch eine kleine Krümmung in diesem Sinne geblieben war — sich leichter auf dem schon einmal ausgeführten Wege verbiegt, als auf irgend einem andern.

Bisher wurde ausschliesslich vom Oeffnen gesprochen. Was das Schliessen betrifft, so ist ohne weiteres klar, dass dasselbe eine rein hygroskopische Bewegung ist, die ihren Sitz in der verdickten Innenwand der Annuluszellen hat.

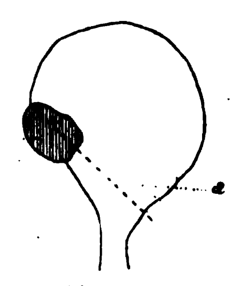
5. Wir wenden uns nun zu den Osmundaceen. Zur Untersuchung liegt eine *Osmunda regalis* L. aus dem Herbar des Berliner botanischen Institutes vor. Der „Ring" besteht bei den Osmundaceen bekanntlich aus einer buckelig vorgewölbten Zellgruppe, welche auf der Dorsalseite des Sporangiums liegt, 2–5 Zellreihen hoch und 8—13 Zellreihen breit ist. Die Ringzellen sind in Richtung der weiter unten beschriebenen Oeffnungsachse gestreckt und nehmen von unten nach oben an Grösse ab. Die der Oeffnungsachse parallelen Radialwände zeigen meist stärkere Verdickungen als die Querwände, letztere stehen auf den ersteren theils senkrecht, zum Theil aber auch schief. Ein Querschnitt durch das Sporangium, d. h. ein Schnitt senkrecht zur geometrischen Sporangiumachse zeigt verdickte Radial- und Innenwände und eine dünne Aussenwand; die Verdickungen sind hier übrigens bedeutend schwächer als bei der von mir untersuchten Schizaeacee.



auch die Rissstelle ist, wie schon aus den Abbildungen von Leclerc du Sablon[1]) hervorgeht, deutlich vorgezeichnet.

Wurde nun ein Sporangium des mir zur Verfügung stehenden alten Herbarmaterials benetzt, so führte es beim Eintrocknen hinter einander mehrere Sprünge aus von ca. 1 cm Weite; in seltenen Fällen wurden Sprungweiten bis zu 4 cm beobachtet[2]). Der Cohäsionsmechanismus ist somit deutlich vorhanden.

Das Oeffnen des Sporangiums geschieht in der Weise, dass die beiden durch das Stomium getrennten Sporangienhälften sich um eine, die beiden Stomiumenden verbindende Gerade als Achse nach aussen drehen. Diese Gerade nennen wir die Oeffnungsachse (*a* Fig. 3). Da das Stomium auf der Bauchseite ziemlich unterhalb der Sporangiummitte, ganz in der Nähe des Stielansatzes endigt, so bildet die Oeffnungsachse mit der geometrischen Längsachse des Sporangiums keinen rechten, sondern einen spitzen Winkel. Der Ring selbst erleidet beim Oeffnen keinen Riss, das Stomium geht nur bis zum Ring, nicht in denselben hinein. Wenn die Oeffnung einen gewissen Betrag erreicht hat, so bildet sich, was zuerst Goebel beschrieb[3]), oberhalb des Ringes ein kleiner Querriss, welcher mit der Spalte communicirt und die Auswärtsbewegung der Klappen erleichtert. Bei den Sporangien, deren Oeffnungsbewegungen ich verfolgte, betrug der Winkel zwischen den Spalträndern und der Oeffnungsachse im stabilen Trockenzustand meist ca. 120°; an dem alten Herbarmaterial waren Oeffnungswinkel von 40°—120° zu sehen.



Figur 3.

Das Oeffnen wird bedingt durch die Gestaltsveränderung, welche der sog. Ring beim Eintrocknen erfährt. Im feuchten Zustand bildet derselbe eine nach aussen convexe Zellplatte, welche sich beim Eintrocknen zuerst in Folge des Cohäsionsmechanismus und später durch die hygroskopische Krümmung der verdickten Innenwand abflacht und schliesslich sogar in die entgegengesetzte Krümmung übergeht. In Folge der genannten Gestaltsveränderungen der Ringplatte entstehen in der Wand des Sporangiums Span-

1) Leclerc du Sablon, Ann. sc. nat. sér. VII, T. II, Pl. I, Fig. 7.

2) Es liegt auf der Hand, dass man bei solchen Versuchen die leicht beweglichen Sporangien vor jedem Luftzug sorgfältig zu schützen hat.

3) Goebel, Organographie, p. 763, Anm. 4.

nungen, welche die beiden Sporangienhälften um die Oeffnungsachse drehen. Die gegenseitige Lage von Ring (*r*) und Achse (*a*) ist vom mechanischen Standpunkt aus als sehr zweckmässig zu bezeichnen, weil die am Stomium angreifenden Zugkräfte senkrecht auf der Aufrissspalte stehen und daher in ihrer ganzen Stärke wirksam sind.

Bei Wasserzusatz oder im dampfgesättigten Raum schliessen sich die Sporangien wieder, was natürlich eine rein hygroskopische Erscheinung ist. Nach dem bei *Aneimia* besprochenen Verfahren lässt sich auch hier leicht zeigen, dass allein die Ringzellen am Oeffnen activ betheiligt sind.

Zum Schluss seien noch einige Messungen über die Gestaltsveränderung der Ringzellen angeführt. Die einzelnen Zellen können in ihrem Verhalten ziemlich stark von einander abweichen. Die Verkleinerung des Zelldurchmessers auf der peripheren Aussenseite betrug z. B. in 3 etwas extremen Fällen:

	Zelle 1	Zelle 2	Zelle 3
in der Längsrichtung	14 %	0 %	0 %
in der Querrichtung	47 %	34 %	44 %

Die Veränderungen in der Längsrichtung sind also verglichen mit der Contraction in der Querrichtung meist nur gering.

Bei der ebenfalls zu den Osmundaceen gehörenden *Todea* stimmt der Mechanismus mit dem eben für *Osmunda regalis* beschriebenen überein.

b) *Eusporangiatae.*

6. In der Familie der Marattiaceen untersuchte ich Vertreter der Gattungen *Angiopteris* und *Marattia*.



Rücken, d. h. dem der Spalte gegenüberliegenden Theil sind die Zellen dünnwandig und unverholzt. Vom Scheitel verläuft auf beiden Seiten nach unten der Annulus, dessen Zellen in Richtung der Sporangienachse gestreckt sind und verdickte Radial- und Innenwände besitzen. Die Ringebene ist also hier der Spalte parallel, während sie in den bisher besprochenen Fällen auf derselben senkrecht stand. Die Abbildung bei Bower (l. c. Pl. 11, Fig. 77) lässt diese Verdickungen deutlich erkennen, dagegen sind die Strasburger'schen Figuren insofern unrichtig, als die Aussenwände der Ringzellen verdickt, die Innenwände unverdickt gezeichnet sind, während thatsächlich die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen. Die Zellen in der Nähe des Stomiums entbehren wieder der typischen Ringverdickungen, zeigen aber immerhin mit Phloroglucin und Salzsäure Holzreaction. Dies sind die anatomischen Merkmale, welchen hinsichtlich des Oeffnungsmechanismus eine Bedeutung zukommt.

Bower macht in der genannten Abhandlung am Schluss der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen auch einige Andeutungen über den Oeffnungsmechanismus. Er schreibt l. c. p. 55 und 56:

„The annulus, together with the two broader lateral extensions of it, constitute a firm resistant arch, of which the apex is the narrowest part, being only about three cells wide. If the thinner-walled posterior region were to contract, as we may presume it does by drying as the sporangium matures, the two sides would be pulled backwards, while the thin bridge of the annulus at the apex would act as a sort of semi-rigid hinge; the line of dehiscence on the ventral face, having been structurally defined, would thus, on fission, be caused to gape widely. It is not probable, however, that this hinge-like action is very considerable, and the gaping of the slit may be mainly due, as in other Marattiaceae, to mere drying up of the cells in the neighbourhood of the rupture."

Schon a priori muss, nach dem, was wir über den Zusammenhang zwischen Bau und Oeffnungsmechanismus bei anderen Sporangien wissen, die Richtigkeit der Ansicht Bower's zweifelhaft erscheinen. Der sonst active Annulus soll hier nur eine passive Rolle spielen, die Bewegung selbst soll verursacht sein durch die Contraction der Rückenzellen. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Der Annulus ist activ thätig gleich wie bei den übrigen bisher besprochenen Sporangien, der Rücken ist un-

betheiligt. Als Untersuchungsmaterial zum Studium des Oeffnungsmechanismus gebrauchte ich reife, möglichst weit geöffnete Sporangien, deren Spalten durch Liegenlassen im Wasser zum Schluss gebracht worden waren. Das Verhalten eines solchen Sporangiumquerschnittes beim Eintrocknen zeigt nun sofort die Unrichtigkeit der Bower'schen Ansicht. Beobachtet man bei schwächerer Vergrösserung, so verändert sich die Rückenwand beim Eintrocknen nicht. Die Seitenwände, auf denen der Annulus liegt, sind im feuchten Zustand gerade, oder nach aussen schwach convex, beim Eintrocknen krümmen sie sich sehr deutlich, so dass die früher convexe Seite concav wird. Ebenso wie der Rücken blieben auch die zwischen Ring und Spalte gelegenen Zellen, an dem von mir untersuchten Material unverändert. Da aber selbst nach Tage langem Verweilen der Sporangien in ausgekochtem Wasser ein vollständiger Schluss der Spalte nicht zu sehen war, so scheint es mir wahrscheinlich, dass durch die beim Absterben erfolgende Aufhebung der Turgescenz eine Contraction der an die Spalte angrenzenden Zellen herbeigeführt wird, welche dieses schwache Oeffnen verursacht. Da diese Bewegung beim Absterben erfolgt, so kann sie natürlich am todten Sporangium nicht mehr rückgängig gemacht werden. Ich glaube auch, dass bei den übrigen Sporangien, welche ähnliche Erscheinungen zeigen, der Grund derselbe ist.

Aber selbst dann, wenn, wie Bower dies annahm, der Rücken sich beim Eintrocknen deutlich contrahiren würde, müsste das Verhalten eines Querschnittes zeigen, dass zum mindesten noch andere Kräfte im Spiele sind; denn eine Contraction des Rückens würde an Querschnitten ein Schliessen, nicht aber ein Oeffnen der Spalte bewirken.

Mit stärkerer Vergrösserung lassen natürlich auch die ausserhalb des Ringes gelegenen Zellen beim Eintrocknen schwache Contractionen erkennen; dieselben treten aber gegenüber den Annulusbewegungen ganz zurück.

Die Krümmungen des *Angiopteris*-Annulus sind im Vergleich zu den früher besprochenen Sporangien nicht stark, eine Thatsache, die mit dem anatomischen Bau im Einklang steht. Der Annulus ist nämlich im feuchten Zustand nicht oder nur unwesentlich gekrümmt, er besteht im Querschnitt aus keiner grossen Zahl von Zellen und besitzt auch nur relativ schwache Wandverdickungen.

Je weniger stark nun die Bewegungen sind, um so schwieriger ist es auch, tiefer in die Geheimnisse des Mechanismus einzudringen.

Mit einiger Geduld lässt sich jedoch an Querschnitten mit Sicherheit feststellen, dass Cohäsionsmechanismus vorhanden ist. In Uebereinstimmung mit der im allgemeinen nicht sehr starken Erweiterung der Oeffnungsspalte und physikalisch bedingt durch die relativ schwache Verdickung der Innenwand sind auch die ruckweisen Bewegungen des Annulus gering. Es bedarf sorgfältiger Untersuchungen, um sicher ermitteln zu können, dass die beobachteten Stösse nicht auf Adhäsion am Objectträger zurückzuführen sind. Am besten gelingt dies dadurch, dass man etwas dickere Querschnitte mit dem Rücken auf den Objectträger stellt; die Klappen ragen dann frei in die Luft und können in ihren Bewegungen nicht gehemmt werden. Ein Springen d. h. eine Ortsveränderung des ganzen Querschnittes beobachtete ich nur in einem Fall. Die geringen ruckweisen Bewegungen, die wir an Querschnitten nachweisen konnten, lassen sich am ganzen Sporangium nicht oder doch nur sehr schwer erkennen. Dies ist dadurch zu erklären, dass die einzelnen Stösse, die ja so wie so nur klein sind, in dem Verbande mit vielen andren ruhigen Zellen nicht zur Geltung kommen können.

Der Nachweis, dass neben dem hygroskopischen auch Cohäsions-Mechanismus vorkommt, mag genügen. Das Object ist wegen der geringen Grösse der Bewegungen zu genauern Untersuchungen über das Verhältniss, in dem die beiden Mechanismen zu einander stehen, nicht geeignet.

7. *Marattia alata* Smith (= *weinmanniaefolia* Liebm.). Zur Untersuchung stand mir Material aus den Gewächshäusern des Berliner botanischen Gartens zur Verfügung.

Bevor zur Besprechung des Mechanismus übergegangen wird, halte ich es für nothwendig, einige entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen vorauszuschicken. Dieselben sind der Arbeit Luerssen's[1]) entnommen. Die Angaben Bower's[2]) fügen keine weitern, für den Mechanismus in Betracht kommenden Ergänzungen hinzu. Nach Luerssen sind die beiden Synangiumlappen schon vorhanden und von einander getrennt, lange bevor das Synangium reif ist. Während der Sporenentwicklung verschmelzen die anfänglich ganz freien

1) Luerssen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnsporangien. Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Luerssen Bd. I, Leipzig 1874.

2) Bower, Phil. Trans. Ser. B. Vol. 189.

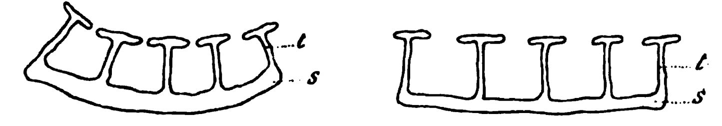
Synangiumhälften am Aussenrande auf eine Strecke mit einander; diese Verschmelzung ist aber eine nur lose, so dass eine spätere Trennung sehr leicht vor sich gehen kann. Das Oeffnen des Synangiums erfolgt, nachdem die Sporen fertig ausgebildet sind und trocken in den einzelnen Sporangien liegen; es findet dann eine Trennung an der verwachsenen Randstrecke statt. Der zuerst schmale Längsriss verbreitert sich hierauf mit dem weitern Austrocknen, bis zuletzt die beiden Synangiumklappen unter spitzerem oder stumpferem Winkel aus einander treten.

Die einzelnen Sporangien öffnen sich mit einem Längsriss nach der Innenseite der Synangiumklappen. Nach Luerssen entstehen in dem zartwandigen, das Sporangium nach innen verschliessenden Zellcomplex beim Eintrocknen Spannungen, welche das Oeffnen des Sporangiums hervorrufen. Soweit die Angaben Luerssen's.

An erster Stelle soll nun die Bewegung der Synangiumklappen zur Sprache kommen. Das erstmalige Oeffnen derselben konnte ich leider nicht beobachten, da die mir zur Verfügung stehenden Synangien sämmtlich schon geöffnet waren. Die Bewegungen der genannten Klappen beim Anfeuchten bezw. Eintrocknen sind nur geringfügig und finden an einzelnen Querschnitten gleich stark statt, wie am unversehrten Synangium. Bei dem Querschnitt, welcher von allen untersuchten am stärksten reagirte, zeigten im feuchten Zustand die freien Klappenenden einen Abstand von 18,5 Einheiten, im trockenen Zustand vergrösserte sich derselbe auf 26, beim abermaligen Befeuchten ging er auf 18 Einheiten zurück. Der Winkel, den die Innenseiten der Klappen mit einander bildeten, betrug im trockenen Zustand ca. 65°, im feuchten ca. 45°. Die genannten Bewegungen gingen ganz gleichmässig vor sich, irgend welche Rucke oder Zuckungen waren nicht zu beobachten. Activ ist allein die Synangiumaussenwand, denn Querschnittstücke, an welchen nur die Aussenwand vorhanden ist, bewegen sich genau gleich wie vollständige Querschnitte. Aus der Thatsache, dass durch Befeuchten bezw. Austrocknen nur geringe Veränderungen in der Spaltenweite zu erzielen sind, geht hervor, dass der Oeffnungsmechanismus der Synangien keine rein physikalische Erscheinung ist. Ich nehme an, dass dasjenige Maass der Oeffnung, welches auch nach längerem Liegen in Wasser noch übrig bleibt, beim Absterben d. h. bei der Aufhebung der Turgescenz der Sygnangiumzellen erfolgt. Leider war es mir nicht möglich, auf diesen Punkt näher einzugehen, da es am nöthigen Untersuchungsmaterial fehlte.

Wir gehen jetzt zum Oeffnungsmechanismus der einzelnen Sporangien über. Schon Luerssen führte die Entstehung der Sporangiumspalte auf die beim Eintrocknen stattfindende Contraction der umgebenden Zellen zurück. Ich kann, gestützt auf meine Untersuchungen, diese Angaben in so weit bestätigen, als die Oeffnung durch die genannte Contraction sicher mitbedingt ist. Das Aufreissen wird durch die geringe Höhe der Zellen in der Nähe der Spalte entschieden erleichtert; ob die Aufrissstelle besonders vorgezeichnet ist, muss an jüngerem Material untersucht werden.

Trotzdem die Bewegungen der Sporangienspalte nur klein sind, lässt sich doch bei geeigneter Untersuchung ohne allzu grosse Mühe feststellen, dass noch ein anderer Factor als der von Luerssen genannte bei der Oeffnungsmechanik im Spiele ist. Fertigt man nämlich Flächenschnitte an, welche nur die Innenwände der Synangiumklappen mit den in denselben liegenden Sporangiumspalten enthalten, so ist beim Eintrocknen eine Erweiterung des Spaltes



Figur 4.

nachweisbar, welche nur durch die Contraction der umgebenden Zellen bedingt sein kann. Diese Veränderung der Spaltweite ist aber relativ gering. Trennt man nun die beiden Synangiumklappen durch einen Längsschnitt von einander, so lässt sich bei auffallendem Licht die Bewegung der Sporangienspalte wiederum verfolgen; es zeigt sich, dass dieselbe stärker ist, als an den vorhin genannten Schnitten. Hieraus folgt, dass die Contraction der genannten Zellwände zur Erklärung nicht ausreicht. Weiteren Aufschluss bringen Längsschnitte. Sind dieselben parallel der Sporophylloberfläche in Höhe der Sporangiumspalten geführt, so lässt sich an ihnen leicht nachweisen, dass die im feuchten Zustand nach aussen convexe Synangiumwand (*s*) sich beim Austrocknen gerade zu strecken sucht[1]). Die Bewegungen dieser Aussenwand sind es nun, welche als zweiter Factor bei der Oeffnung der Sporangiumspalten in Betracht kommen. Die Trennungswände (*t*) der einzelnen Sporangien

1) Siehe die schematische Fig. 4, welche einen Schnitt durch eine Synangiumhälfte darstellt.

von ihrer geometrischen Gestalt als auch von der chemischen Natur und der gegenseitigen Lagerung der Molekeln abhängt, so ist es wohl angebracht, hier nochmals daran zu erinnern, dass die Innenwände nur mässig verdickt sind und Cellulosereaction zeigen, während sie bei den Sporangien, welche deutliche ruckweise Bewegungen ausführen, bedeutende Verdickungen und starke Verholzung aufweisen [1]).

Bis jetzt war nur vom Oeffnen die Rede. Beim Eintauchen in Wasser constatiren wir die Thatsache, dass das Sporangium sich wieder schliesst, wobei die Zellen sich auf ihr früheres Volum ausdehnen und die eingestülpten Aussenwände sich gerade strecken. In all' den Fällen nun, in welchen ein hygroskopischer Mechanismus beim Oeffnen nachgewiesen werden kann und besonders da, wo experimentell festgestellt wurde, dass dieser hygroskopische Mechanismus allein, ohne weitere Beihilfe das Oeffnen hervorruft, erklärt sich das Schliessen beim Eintauchen in Wasser ohne weiteres; es handelt sich um einen rein hygroskopischen Process, welcher beim Oeffnen in dem einen, beim Schliessen in dem anderen Sinne verläuft. Bei *Botrychium* liegen die Dinge anders. Dass die Hygroskopicität auch hier beim Schliessen betheiligt ist, versteht sich ohne weiteres; da sie aber beim Oeffnen keine Rolle spielt, so lag die Frage nahe, ob das Schliessen thatsächlich ein rein hygroskopischer Vorgang ist, oder ob noch andere Kräfte mitwirken. Die Betheiligung der Capillarkräfte schien mir nämlich nicht a priori für ausgeschlossen und ich suchte daher durch das Experiment zu entscheiden, ob die Capillarität beim Schliessen eine Rolle spielt oder nicht. Taucht man eine oben geschlossene Capillare mit ihrem unteren, offenen Ende in Wasser, so steigt das Wasser in dem Rohr in die Höhe und die Luft wird etwas comprimirt. Ich vermuthete nun, dass auf ähnliche Weise beim Eindringen von Wasser in eine trockene, contrahirte Zelle Druckwirkungen und damit verbunden Vergrösserungen des Zelllumens stattfinden könnten. Um hygroskopische Vorgänge auszuschliessen, operirte ich mit absolutem Alkohol. Der Versuch ergab, dass lufttrockene Wandstücke in alc. abs. ihre Gestalt nicht änderten. Nun beträgt allerdings die Steighöhe für Alkohol nur etwa den dritten Theil der Steighöhe für Wasser und der capillare Druck

1) Dass eine Beziehung zwischen der Verholzung und der Elasticität der Membran besteht, ist nach unseren heutigen Kenntnissen höchst unwahrscheinlich.

ist daher bei Alkoholzusatz geringer als bei Wasserzusatz, ferner sind die mit Alkohol imbibirten Membranen starr, die mit Wasser imbibirten dagegen biegsam; das Ausbleiben irgend einer Gestaltsveränderung bei Alkoholzusatz scheint mir aber dennoch mit ziemlicher Sicherheit zu beweisen, dass die Capillarität beim Schliessen nicht wirksam ist; dasselbe wird somit wohl einzig durch den hygroskopischen Mechanismus hervorgerufen. Hierbei streckt sich dann, wie schon erwähnt, die im trockenen Zustand stark eingestülpte Aussenwand gerade.

Da über das Verhalten solcher gekrümmter Membranen bei Wasserzusatz weder nach der experimentellen noch nach der theoretischen Seite hin befriedigende Aufschlüsse vorliegen, so versuchte ich nachzuweisen, ob die gekrümmte Aussenwand bei Wasserzusatz passiv gestreckt wird oder ob sie sich bei der Wasseraufnahme selbst activ in eine Ebene ausbreitet. Zu dem Behufe verfertigte ich mir ziemlich dünne Querschnitte durch trockene Sporangien, legte die Schnitte in absoluten Alkohol und trennte mit Hilfe der Nadeln die eingestülpte Aussenwand von dem übrigen Theil der Aussenzelle. Solche isolirten Aussenwände streckten sich nun bei Wasserzusatz thatsächlich gerade, womit bewiesen ist, dass wir es hier mit einer activen Bewegung zu thun haben.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die Frage nach dem Inhalte der lufttrockenen Aussenwandzellen eingehen. Optisch erscheint das Lumen bekanntlich schwarz und es handelt sich nun darum festzustellen, ob dasselbe mit Luft gefüllt ist oder ob es einen luftleeren bezw. luftverdünnten Raum darstellt. Es ist eine schon öfters beobachtete Thatsache, dass das Wasser in unverletzte ausgetrocknete Annulus- oder Faserzellen so zu sagen momentan eindringt, während in denselben Zellen, wenn sie verletzt sind, die Blasenräume erst allmählich verschwinden. Dieses abweichende Verhalten berechtigt zu der Annahme, dass die Luft in den unverletzten Zellen mehr oder weniger stark verdünnt ist. Bei *Botrychium* füllt nun in der Mehrzahl der Fälle das eindringende Wasser nicht sofort das ganze Lumen aus; man kann hier deutlich sehen, wie die Blasen allmählich kleiner und kleiner werden, um, wenn gestandenes Leitungswasser benutzt wird, etwa nach $^1/_4$ h zu verschwinden. Diese Beobachtung zeigt, dass wir es hier nicht mit stark luftverdünnten Räumen zu thun haben können. Vergleicht man nun aber verletzte und unverletzte Zellen von annähernd gleichem Rauminhalt miteinander, so findet man, dass in beiden

die Blasenräume gleich schnell verschwinden, woraus folgt, dass das Lumen der betrachteten Zellen im trockenen Zustand thatsächlich mit Luft von Atmosphärendruck gefüllt ist[1]). Bei Wasserzusatz wird jedoch das Lumen der Zelle sofort vergrössert und die vorhandene Luft dehnt sich auf einen grösseren Raum aus, wird also etwas verdünnt. Aus diesem Grunde muss die Geschwindigkeit, mit der das Wasser eindringt, nothwendiger Weise gesteigert werden.

Es sind nun noch drei weitere Kräfte, welche auf die Schnelligkeit, mit der die Blasenräume verschwinden, Einfluss haben. Es handelt sich um das Absorptionsvermögen des Wassers für Luft, um den Capillardruck des Wassers, welcher die Luftblasen auf ein kleineres Volum zusammenzudrücken sucht, und um den Gegendruck der in der Blase eingeschlossenen Luft, welcher einer solchen Compression entgegenwirkt. Fasst man allein die Absorption ins Auge, so sollte man meinen, dass die in der Zeiteinheit und auf die Einheit der Blasenoberfläche bezogene Volumabnahme der Luftmenge mit dem Kleinerwerden der Blase auch abnehmen würde. da ja das Wasser sich mehr und mehr mit Luft sättigen muss. Das scheint jedoch, nach einigen wenigen Messungen, die ich hierüber angestellt habe, nicht der Fall zu sein. Nun ist aber zweierlei zu berücksichtigen. Einmal wird durch den capillaren Druck die Luft zusammengepresst, was oft eine Lösung vortäuschen mag, andererseits verhalten sich bekanntlich (bei constanter Temperatur) die Gewichtsmengen der gelösten Luft direct wie die Drucke, unter denen die Luft steht[2]). Es ist daher nicht gesagt, dass mit Abnahme der Blasengrösse auch die Lösung langsamer vor sich gehen muss.



II. *Equisetinae.*

9. Die Equisetensporangien sitzen bekanntlich peripher auf der Unterseite der schildförmigen Sporophylle und stehen so dicht, dass je zwei benachbarte sich gegenseitig berühren. Sie bilden bei der Reife längliche weisse Säckchen mit einschichtiger Wand; nach Goebel[1]) lässt dieselbe an den Ecken hin und wieder mehr Schichten erkennen. Für uns genügt es, die Wand durchgehend als einschichtig zu betrachten. Das Oeffnen findet auf der Innenseite durch einen Längsriss statt.

Ein besonderer Ring ist nicht ausgebildet; sämmtliche Wandzellen sind hinsichtlich ihrer mechanischen Leistungsfähigkeit annähernd gleich gebaut. Die Orientirung der Längsachse der in der Regel gestreckten Zellen hat schon Leclerc[2]) beschrieben und abgebildet. Die Längsachse verläuft der Sporangienachse parallel, ausgenommen in der Nähe des Spaltes. Die an denselben direct angrenzenden Zellen sind kürzer als die übrigen, stehen mit ihrer Längsrichtung senkrecht auf der Oeffnungslinie und gehen mit zunehmender Entfernung von derselben auf der einen Sporangienhälfte rascher, auf der anderen weniger rasch in die Parallelstellung über[3]). Die Wände tragen schrauben- oder ringförmige Verdickungen. Die Mehrzahl der Zellen besitzt eine oder zwei linksläufige Schraubenfasern[4]). In der Nähe der Oeffnungslinie gehen die Schrauben meist in Ringe über. Da eine besondere Oeffnungsstelle, wie auch Goebel angiebt[5]), nicht ausgebildet ist, so muss das Auftreten ringförmiger Verdickungen in der Nähe der Dehiscenzlinie als äusserst zweckmässig bezeichnet werden, weil beim Oeffnen nur dünne Membranen zerrissen zu werden brauchen und dasselbe somit unter geringerem Kraftaufwand vor sich gehen kann. Die dünnen, zwischen den Verdickungen gelegenen Wandstücke zeigen mit Chlorzinkjod deutliche Cellulosereaction; die

1) Goebel, Organographie, p. 757.

2) Leclerc du Sablon, Ann. sc. nat. Sér. VII, T. II, p. 17 u. Pl. 1, Fig. 10.

3) Soll Fig. 10 in Leclerc's Abhandlung das ganze Sporangium in eine Ebene ausgebreitet darstellen, was aus der Form der Umrisslinie anzunehmen ist, dann wäre die Streifung zu berichtigen, da sie auf beiden Spaltenrändern senkrecht steht, während sie nur auf dem einen senkrecht stehend gezeichnet ist.

4) Bei Leclerc l. c. Fig. 9 und 11 sind sie unrichtiger Weise rechtsläufig gezeichnet.

5) Goebel, Organographie, p. 757.

Schrauben und Ringe färben sich nach längerer Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure rot, die Färbung ist aber meist nur schwach. Es sei gleich bemerkt, dass in Zellen, welche mit dem Schulze'schen Gemisch macerirt werden, die verdickten und unverdickten Membrantheile auf Cellulose reagiren.

Zum Studium des Oeffnungsmechanismus bediente ich mich reifer Sporangien, die etwa einen Monat vor der Untersuchung im Freien gepflückt worden waren. Stellt man ein vollständig mit Wasser durchtränktes Sporophyll mit der Rückseite auf den Objectträger, so lässt sich das Oeffnen beim Eintrocknen leicht beobachten. Die Bewegungen, welche die Sporangien ausführen, erfolgen ohne jede Spur eines Ruckes. Wie aus der anatomischen Beschaffenheit der Wand a priori zu erwarten war — Innen- und Aussenseite sind gleich gebaut — zeigen Querschnitte durch das Sporangium kein Bestreben, sich gerade zu strecken oder etwa gar die entgegengesetzte Krümmung anzunehmen. Beim Austrocknen verkürzen sich die Zellen in Richtung ihrer Längsachse. Der Rücken des Sporangiums contrahirt sich daher parallel der Sporangiumachse, die Bauchseite senkrecht dazu. Hierdurch wird einmal eine Krümmung des ganzen Sporangiums nach aussen und ferner eine Oeffnung des Spaltes bewirkt. Kleinere Unterschiede in der Contractionsfähigkeit der Membranen und Torsionsbewegungen einzelner Zellen rufen ferner von Exempler zu Exemplar variirende Krümmungen und Verbiegungen hervor, welche bedingen, dass die trockenen Sporangien unregelmässige Gestalt aufweisen.

Um das Verhalten einzelner Zellen zu prüfen, gebrauchte ich zuerst Material, welches durch Maceration mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali isolirt worden war. Steinbrinck hat bereits solche Zellen untersucht und gefunden[1]), dass an einigen Exemplaren die Contraction erst eintrat, nachdem sich die Blasenräume in ihnen gebildet hatten, dass an anderen Exemplaren jedoch die Contraction begann, während der Hohlraum noch völlig wassergefüllt war. Aus den Angaben Steinbrinck's ist auch zu entnehmen, dass die Verkürzung ganz allmählich erfolgte, von irgend einer ruckweisen Bewegung wird nirgends gesprochen. Bei nachfolgendem Wasserzusatz verschwand ferner der Blasenraum im Innern, aber die Dimensionen der Zelle änderten sich nicht mehr.

1) Steinbrinck, Ist die Cohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1898, p. 101.

Die Befunde Steinbrinck's kann ich durch wiederholte Beobachtungen bestätigen. Aus dem Verhalten dieses macerirten Materials irgend etwas in Bezug auf den Oeffnungsmechanismus des Equisetaceensporangiums zu folgern, halte ich aber für unzulässig[1]), weil die Maceration Veränderungen sowohl in der chemischen als auch in der physikalischen Beschaffenheit der Membran bedingt. Die chemischen Veränderungen sind an den schrauben- und ringförmigen Verdickungen ohne weiteres nachzuweisen. In nicht macerirten Zellen färben sich die Verdickungen mit Chlorzinkjod gelb, in macerirten dagegen blauviolett; es ist ja bekannt, dass verholzte Membranen nach dem Maceriren Cellulosereaction zeigen. Wie weit die unverdickten Membranen chemisch modificirt werden, habe ich nicht näher geprüft. Was für uns vor allem von Wichtigkeit ist, das sind allfällige physikalische Veränderungen. Diese fallen aber sehr stark auf. Eine trockene nicht macerirte Faserzelle dehnt sich bei Wasserzusatz wieder auf ihre im feuchten Zustand eingenommene Länge aus, eine macerirte bleibt dagegen unverändert. Die beim hygroskopischen Mechanismus des Schliessens wirksamen Membrantheile hatten somit durch das Maceriren ihre Functionsfähigkeit eingebüsst.

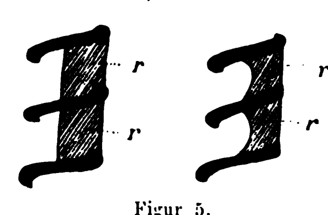
Ueber die hygroskopische Ausdehnung trockener Sporangienstücke bei Wasserzusatz wurden einige Messungen ausgeführt, sie zeigten, dass in der Richtung der Längsachse der Zellen eine Verlängerung bis zu 100 % stattfand (von 100 Theilen auf 200), in der Richtung senkrecht zur Längsachse betrug die Verlängerung nur 17 %.

Hierauf ging ich dazu über, mit nicht macerirtem Material Versuche anzustellen. Aeusserst zahlreiche Beobachtungen an kleinern Wandstücken zeigten mir nun, dass sowohl der hygroskopische, als auch der Cohäsions-Mechanismus beim Oeffnen betheiligt ist. Der Cohäsions-Mechanismus findet sich vorzugsweise in den Zellen mit Ringverdickungen, während der hygroskopische Mechanismus mehr auf die Zellen mit Spiralverdickungen beschränkt ist; eine scharfe Localisation jedes Mechanismus auf die eine der zwei Zellformen findet jedoch nicht statt. An den Ringfaserzellen tritt in der Regel die Bewegung ein, während die Lumina noch Wasser enthalten; die Zellen machen beim Entstehen der Blasen-

1) Es sei bemerkt, dass Steinbrinck dies nicht thut; die macerirten Faserzellen werden von ihm nur erwähnt als Beispiel für Cohäsionsmechanismus.

räume kleine ruckweise Bewegungen, indem sie sich plötzlich etwas verlängern. Lässt man auf ein trockenes Wandstück das Wasser nur so lange einwirken, bis die Membranen mit Wasser durchtränkt, die Blasenräume aber noch nicht verschwunden sind, so zeigen die Ringzellen viel geringere Contractionen, als dann, wenn auch die Lumina vor dem Eintrocknen Wasser enthielten.

Auch bei denjenigen Spiralfaserzellen, bei welchen wir es sicher nicht mit Cohäsionsmechanismus zu thun haben, sind die dünnen Wandstellen zwischen den Verdickungen im trockenen Zustand eingebuchtet. Die Entstehung dieser Einbuchtung ist a priori auf drei Arten denkbar, wie das schon bei der Besprechung des Schizaeaceensporangiums auseinandergesetzt wurde. Die Annahme, dass die schraubenförmige Verdickung selbst activ ist und die Contraction bedingt, während die dünnen Membranen nur passiv sich falten, erweist sich sofort als unrichtig, weil Gewebestücke, welche ausschliesslich nur Ringverdickungen besitzen, ebenfalls sehr deutliche Bewegungen ausführen. Es gelingt übrigens oft, durch Zerreissen mittelst der Nadeln mehrere Windungen frei zu legen; diese isolirten Schraubenfasern sind aber stets unbeweglich. Dass der Luftdruck in solchen Fällen keine Rolle spielt, wurde schon früher betont und wird auch noch bei einer anderen Gelegenheit experimentell nachgewiesen werden. Es bleibt also noch die Annahme, dass die dünne Membran selbst activ ist, indem Contractionen nicht nur senkrecht zur Richtung der Schraubenwindungen, sondern auch in Richtung der Windungen stattfinden. Der directe Nachweis dafür, dass die dünne Membran sich auch in Richtung



Figur 5.

nun beim Eintrocknen in der Ebene dieser Wand stark concav gebogen[1]), ein directer Beweis dafür, dass eine bedeutende Contractionsfähigkeit in Richtung der Faser vorhanden sein musste.

Activ betheiligt sind somit ausschliesslich die dünnen Membranpartien, die Ring- und Schraubenverdickungen dienen nur zur Aussteifung.

Es sei noch bemerkt, dass gestandenes Leitungswasser meist momentan in die trockenen Zellen eindringt, woraus mit ziemlicher Wahrscheinlickeit geschlossen werden darf, dass die Lumina im trockenen Zustand luftverdünnte Räume darstellen.

III. *Lycopodinae.*

Lycopodiaceae.

10. Zur Untersuchung benutzte ich altes Herbarmaterial von *Lycopodium Chamaecyparissus* A. Braun. Das ganze Sporangium hat nierenförmige Gestalt, ist plattgedrückt und öffnet sich mit einem längs über den Scheitel verlaufenden Spalt. Die Klappenwände sind zweischichtig. Im folgenden ist ausschliesslich von der äusseren, mechanisch allein wirksamen Schicht die Rede. Dieselbe besteht aus Zellen, welche in der Flächenansicht einen unregelmässig gewellten Umriss zeigen. Die Seitenwände sind in der Regel ziemlich gleichmässig verdickt; besondere Verstärkungen an den Biegungsstellen kommen nur selten vor, im Gegensatz zu *Lycopodium clavatum*[2]). Die Innenwand ist ebenfalls verdickt, meist allerdings schwächer als die Seitenwände und wie die letzteren verholzt. Die Aussenwand ist unverdickt und nicht verholzt. Gegen die basale Einbuchtung, sowie gegen das Stomium hin verliert sich die Wellung der Wand mehr und mehr, die Zellen nehmen eine regelmässigere, am Stomium rechteckige, an der Sporangiumbasis längsgestreckte Gestalt an.

Zur Untersuchung des Mechanismus wurden jeweils solche Sporangien gewählt, welche möglichst weit geöffnet waren. Bei Befeuchten mit Wasser fand ein vollständiger Schluss statt; die Klappen näherten sich hierbei so stark, dass ihre Ränder über

---

1) Da die in Fig. 5 dargestellten Zellen auf der einen Seite an ein Sporangiumstück angrenzen, so zeigt die dünne Wand an dieser Stelle natürlich keine Einbuchtung.

2) Goebel, Organographie, p. 753.

einander griffen. Beim darauffolgenden Eintrocknen öffneten sich die Sporangien, ohne irgend eine ruckweise Bewegung auszuführen. Die uhrglasförmig nach aussen convex gekrümmten Klappen werden beim Eintrocknen mehr und mehr eben und gehen dann in die entgegengesetzte Krümmung über. Die Weite der geöffneten Spalten beträgt an den Klappenrändern bis 1 mm. Ein Ring ist bei *Lycopodium* nicht ausgebildet; der annähernd gleichartige Bau der Klappenwandzellen lässt auf eine ziemlich gleichmässige Betheiligung derselben an dem Oeffnen schliessen. Welche Stellen der Klappenwand die stärksten Bewegungen ausführen, ist am besten an nicht zu dünnen, senkrecht zur Spaltebene geführten Schnitten zu entscheiden, die bei dem einen Sporangium parallel der Sporophyllmediane, bei einem andern senkrecht zu derselben geführt werden. Es zeigt sich, dass in der Umgebung des Klappenrandes und der basalen Einschnürung keine Bewegung stattfindet; enger ist der Mechanismus nicht localisirt, es sind somit die meisten Zellen der äusseren Klappenwandschicht activ thätig.

Gleichwie am ganzen Sporangium, so waren auch an Schnitten, die mindestens eine durchgehende Reihe unverletzter Zellen enthielten, keine ruckweisen Bewegungen zu sehen, dieselben müssen somit vollständig fehlen. Eine sehr grosse Zahl von Beobachtungen an kleineren Zellcomplexen aus der Sporangienwand zeigte ferner in der Flächenansicht, dass Bewegungen erst dann eintreten, wenn das Wasser aus den Zellen verschwunden ist. Cohäsionsmechanismus kommt also nicht vor. Da die Aussenwände beim Oeffnen eingestülpt werden, so muss der hygroskopische Mechanismus in der Innenwand sitzen. Ihre hygroskopische Reactionsfähigkeit ist auch an Schnitten, an welchen die Aussenwand entweder fehlt oder zerrissen ist, direct durch den Versuch nachzuweisen.

Psilotaceae.

Ich untersuchte frisches, aus den Gewächshäusern des Berliner botanischen Gartens stammendes Material von

11. *Psilotum triquetrum* Sw.

Die Sporangien sind kugelig, oben eingedrückt und durch drei Scheidewände in eben so viele Fächer getheilt. Jedes Fach besitzt eine Spalte, welche vom Sporangiumscheitel bis etwa zur halben Sporangiumhöhe sich erstreckt.

Die Wand des reifen Sporangiums ist 3—4schichtig, an der Basis noch mächtiger und besitzt eine deutlich differenzirte Oberhaut. Aus der Flächenansicht geht hervor, dass die Oberhautzellen in jeder Fachhälfte meist senkrecht zur zugehörigen Scheidewand gestreckt sind. Da die Höhe dieser Zellen ganz bedeutend ist, so sehen sie auf Längsschnitten deutlich palissadenförmig aus. Diese typische Gestalt reicht vom Sporangiumscheitel bis zur Basis. Die unter der Oberhaut liegenden Zellschichten haben einen abweichenden Bau, sie sind senkrecht zur Oberfläche abgeplattet. Auffallend ist, dass auch im reifen Zustand nirgends deutliche Wandverdickungen nachgewiesen werden konnten [1]). Bei der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich die Seitenwände sehr stark roth, etwas weniger deutlich auch die Innenwand sämmtlicher Oberhautzellen. Die Aussenwand ist nicht verholzt, dagegen reagirt ihre nach dem Lumen gekehrte Seite auf Cellulose [2]). Aus Cellulose bestehen auch die Wände aller innerhalb der Oberhaut gelegenen Sporangienzellen.

Das Oeffnen geschieht nun in der Weise, dass je zwei aneinanderstossende Fachwandhälften zweier benachbarter Fächer beim Eintrocknen zusammen zurückklappen, wie dies aus den Fig. 382 *B* und *C* in Engler und Prantl l. c. p. 609 ersichtlich ist. Verbindet man die drei Spaltenenden durch gerade Linien, so erhält man ein gleichseitiges Dreieck, dessen Seiten die Achsen vorstellen, um welche das Aufklappen stattfindet.

Nicht zu dicke Schnitte senkrecht zur geometrischen Sporangiumachse zeigen beim Eintrocknen keine oder doch nur äusserst geringe Krümmungsänderungen. Sind die Schnitte so dick, dass sie eine grössere Zahl unverletzter Zellen enthalten, so lassen sich meist kleinere Zuckungen beobachten. An dicken Schnitten ist eine Krümmung senkrecht zur Schnittebene zu erkennen; die Bewegung findet auch hier ruckweise statt und kann so stark werden, dass der ganze Schnitt wegspringt [3]).

---

1) Die Seitenwände waren an den von mir untersuchten Sporangien nicht verdickt, vergl. Goebel, Organographie, p. 752.

2) Auf der verholzten Schicht konnte ich keine zweite mit Cellulosereaction nachweisen; vergl. Goebel, Organographie. Die Angaben in Engler und Prantl, p. 614, wonach die Wände der Oberhautzellen verkorkt sein sollen, stimmen mit meinen Befunden nicht überein.

3) Zuckungen in dieser Stärke sind aber nur äusserst selten zu beobachten.

Schnitte parallel der Sprossachse zeigen starke ruckweise Krümmungen, welche um so grösser und deutlicher werden, je mehr die Schnitte median geführt sind. Sehr schön ist das stossweise Oeffnen auch an dicken Schnitten zu beobachten, die auf eine Nadel gespiesst sind; in diesem Falle sind natürlich alle Störungen, welche durch allfällige Adhäsion bedingt sein können, ausgeschlossen. Auch am ganzen Sporangium sind beim Oeffnen meist ruckweise Bewegungen sichtbar, ihre Intensität ist aber viel geringer als an den erwähnten Schnitten, oft fehlen die Zuckungen auch vollständig. Das abweichende Verhalten von Schnitten und ganzen Sporangien beruht meiner Ansicht nach darauf, dass im ganzen Sporangium die ruckweise Bewegung durch die Verbindung der springenden mit den ruhigen Nachbarzellen gehemmt wird. Das Vorhandensein von Cohäsionsmechanismus ist trotzdem zweifellos festgestellt. Schnitte durch trockene Sporangien zeigen eine starke Einstülpung der Aussenwand der einzelnen Zellen.

Aus der Vergleichung der Bewegungen einer grossen Zahl von Schnitten ging hervor, dass mit Ausnahme der zu unterst an der Basis oder zu oberst am Scheitel gelegenen Partien ziemlich alle Oberhautzellen an der Krümmung betheiligt sind. Ein Wandstück, von welchem zufällig beim Schneiden alle innerhalb der Oberhaut gelegenen Zellen entfernt worden waren, führte dennoch starke Bewegungen aus; aus dieser Thatsache folgt mit einiger Wahrscheinlickeit, dass nur die Oberhaut an dem Bewegungsmechanismus betheiligt ist.

Da die Existenz eines hygroskopischen Mechanismus aus der Schliessbewegung ohne weiteres sich ergiebt und das *Psilotum*-Sporangium wegen seiner deutlichen Bewegungen zum Studium der betreffenden Frage geeignet erschien, so hielt ich es für angebracht



Schnitten, welche keine unverletzten Zellen enthielten, die an dicken Schnitten beobachtete Oeffnungsbewegung zu wiederholen. Trotz zahlreicher Bemühungen gelang mir dies nicht. Ich brachte hierauf ganze, trockene, also geöffnete Sporangien, welche an Stecknadeln aufgespiesst waren, unter eine mit feuchtem Filtrirpapier ausgekleidete, über Wasser stehende Glocke. Nach mehrstündigem Verweilen hatten sich die Sporangien geschlossen und wurden hierauf auf den Arbeitstisch gestellt, wo sie sich in gewöhnlicher Zimmerluft befanden. Neben diese Sporangien kamen andere zu stehen, welche durch Eintauchen in Wasser zum Schluss gebracht worden waren. Es ergab sich ein interessantes Resultat. Lässt man nämlich von zwei gleichen, geöffneten Sporangien das eine in Wasser, das andere unter der Glocke sich schliessen, so öffnet sich beim nachherigen Eintrocknen nur das erste, das zweite bleibt geschlossen oder zeigt doch nur eine ganz schwache Oeffnung. Taucht man nun dieses zweite Sporangium auch in Wasser, so öffnet es sich nachher ebenso wie das erste. Dieses Experiment wurde öfter wiederholt, immer mit demselben Erfolge. Es ist entschieden beachtenswerth und lehrreich, dass der hygroskopische Mechanismus, welcher doch das Sporangium allein, ohne Hilfe einer andern Kraft[1]) schliesst, nicht auch im Stande ist, dasselbe zu öffnen.

Der hygroskopische Mechanismus sitzt natürlich nur in den Zellwänden, für ihn ist es gleichgültig, ob das Lumen jemals mit Wasser gefüllt wird oder nicht; die Bewegungen, welche dieser Mechanismus hervorruft, werden einzig und allein durch Differenzen in dem Wassergehalt der Membran verursacht. Zum Zustandekommen des Cohäsionsmechanismus dagegen ist erforderlich, dass die Lumina mit Wasser gefüllt sind. Diese Bedingung ist bei einem *Psilotum*-Sporangium sicher erfüllt, wenn es durch Eintauchen in Wasser geschlossen wurde; in diesem Falle findet auch deutliches Oeffnen statt. Oeffnet sich ein in feuchter Luft zum Schluss gebrachtes Sporangium nicht, so müssen wir daraus schliessen, dass seine Lumina nicht mit Wasser gefüllt sind, denn dass die Wände Wasser enthalten, ist klar. Die einzigen Unterschiede, welche die beiden geschlossenen, in ihrem späteren Verhalten so stark abweichenden Sporangien zeigen können, bestehen darin, dass die Zelllumina der unter Wasser geschlossenen Sporangien mit

1) Die Capillarität spielt beim Schliessen keine Rolle, denn geöffnete Sporangien, welche in alc. abs. gebracht werden, bleiben offen.

Wasser gefüllt sind, die Lumina der in feuchter Luft zum Schluss gebrachten dagegen nicht. Mit diesen anatomischen Verschiedenheiten sind physikalische verbunden; in dem einen Falle sind alle Bedingungen für das Zustandekommen des Cohäsionsmechanismus gegeben, in dem andern nicht. Da in dem ersten Falle ein Oeffnen stattfindet, in dem zweiten aber nicht, so folgt daraus, dass bei *Psilotum* das Oeffnen einzig und allein durch den Cohäsionsmechanismus hervorgerufen wird. Das Schliessen findet hier, ebenso wie bei allen andern untersuchten Sporangien auf rein hygroskopischem Wege statt.

In trockene Zellen dringt das Wasser äusserst rasch ein, was auf Verdünnung der im Lumen enthaltenen Luft schliessen lässt. In all diesen Fällen liegt es nahe, die Einstülpung der Aussenwände mit dieser Luftverdünnung in Beziehung zu bringen. Aber auch Sporangien, welche sich im Torricellischen Vacuum[1]) geöffnet hatten, zeigten auf Schnitten, die in alc. abs. untersucht wurden, dieselben Einbuchtungen, woraus die Unrichtigkeit der vorigen Annahme ohne weiteres hervorgeht. In welcher Wand der beim Schliessen thätige hygroskopische Mechanismus sitzt, habe ich nicht ermitteln können. Die Versuchsmethode bestand in der Beobachtung einzelner, durch entsprechendes Präpariren isolirter Wände; es wurden jedoch keine zuverlässigen Resultate erhalten.

Es war für mich interessant zu wissen, ob auf den unter der Glocke auf Stecknadeln zum Schluss gebrachten Sporangien sich tropfbar flüssiges Wasser niedergeschlagen hatte oder nicht. Um grössere Mengen konnte es sich natürlich nicht handeln, denn einmal hätte man dieselben mit blossem Auge oder unter dem Mikroskop mit Sicherheit nachweisen können, anderseits hätten sie das Auftreten von Cohäsionsmechanismus zur Folge gehabt. Kleinere Wassermengen waren aber durch directe Beobachtung nicht deutlich zu sehen. An den Stecknadeln konnten allerdings kleine Tröpfchen beobachtet werden; das gleichzeitige Vorhandensein von tropfbar flüssigem Wasser auf dem Sporangium war hierdurch aber noch nicht erwiesen; denn wenn auch das Ausstrahlungsvermögen des Sporangiums grösser sein wird als das der Nadel, so ist doch anderseits seine specifische Wärme eine höhere. Ich brachte nun unter

1) Um die Sporangien in der Barometerröhre zum Aufsteigen zu bringen, befestigte ich sie an einem Hollundermarkstückchen; aus diesem Grunde wurde neben dem Wasser auch noch ziemlich viel Luft in das Vacuum gebracht, so dass der Druck ca. 10 mm betrug.

dieselbe Glocke aufgespiesste Sporophylle von *Equisetum*. Da die *Equisetum*-Sporangien sehr zart sind, so lässt sich niedergeschlagenes Wasser zwischen trockenem Objectträger und Deckglas leicht mikroskopisch nachweisen. Hatten die Sporangien bis zum vollständigen Schluss der Sporangien von *Psilotum* unter der Glocke gestanden, so war auf ihnen regelmässig tropfbar flüssiges Wasser deutlich zu erkennen. Dies glaube ich als indirecten Beweis dafür ansehen zu dürfen, dass auch auf den *Psilotum*-Sporangien das Wasser sich niedergeschlagen hatte.

Da das Schliessen nothwendig auf rein hygroskopischem Wege erfolgen muss, so bot es einiges Interesse, an diesem Object die Frage zu verfolgen, ob die Membranen im Stande sind, auch ohne die Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser sich so stark zu imbibiren, dass dadurch ein Schluss erzielt wird. Hierzu war es nöthig, eine Vorrichtung zu treffen, welche bei gleichem Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Ausscheidung von tropfbar flüssigem Wasser verhinderte. Zu diesem Behufe brachte ich die Sporangien unter eine luftdicht abgeschlossene Glocke, durch welche ein langsamer Strom von mit Wasser gesättigter kühler Luft gesaugt wurde. Die Feuchtigkeit in dieser Glocke war dieselbe wie im dampfgesättigten Raum. Trotzdem schlossen sich die Sporangien nicht. Stellte man nun das Durchsaugen ein, so behielt die Luft denselben Feuchtigkeitsgehalt; da sie aber nicht fortwährend durch neue kalte ersetzt wurde, so erwärmte sie sich etwas und schlug sich bald auf den Nadeln in Form kleiner Tröpfchen nieder, zugleich musste aber auch auf den Sporangien eine Condensation erfolgt sein, denn nach kurzer Zeit begannen diese sich zu schliessen, nachdem sie vorher bei gleichem Feuchtigkeitsgehalt der Luft Tage lang offen geblieben waren. In diesem Falle erfolgt somit die Schliessbewegung erst bei Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser.

12. Die Selaginellaceen und Isoëtaceen glaube ich übergehen zu dürfen, da das Makrosporangium der Selaginellen bereits untersucht wurde und da die Sporen der Isoëtaceen durch Verwesung der Sporangienwand frei werden.

Zusammenfassung.

Die Untersuchung erstreckte sich auf diejenigen *Pteridophyten*-Sporangien, welche beim Austrocknen sich öffnen, beim Befeuchten sich schliessen. Die wichtigsten der im Vorhergehenden gefundenen Resultate lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

A) Das Schliessen geschieht bei allen oben genannten Sporangien auf rein hygroskopischem Wege; Sporangien, bei deren Bewegungen der hygroskopische Mechanismus gar keine Rolle spielt, giebt es somit unter ihnen nicht.

Für *Psilotum* wurde nachgewiesen, dass die Imbibition der Sporangienwand erst dann die zur Erzeugung der Schliessbewegung nothwendige Stärke erreicht, wenn die Wand mit tropfbar flüssigem Wasser in Berührung gebracht wird.

B) Beim Oeffnen sind verschiedene Fälle zu unterscheiden:

1. Das Oeffnen wird einzig und allein durch den hygroksopischen Mechanismus hervorgerufen; der Cohäsionsmechanismus ist völlig unbethailigt *(Lycopodium)*.

2. Das Oeffnen wird einzig und allein durch den Cohäsionsmechanismus hervorgerufen; der hygroskopische Mechanismus ist völlig unbetheiligt *(Psilotum)*.

3. Das Oeffnen wird zugleich durch den hygroskopischen und den Cohäsionsmechanismus bedingt *(Equisetum)*.

4. Das eigentliche Oeffnen erfolgt auf rein hygroskopischem Wege; Cohäsionsmechanismus ist ebenfalls vorhanden, verursacht aber nur das Springen *(Aneimia)*.

C) Bezüglich des Cohäsionsmechanismus hat sich ergeben:

1. Dass das Springen als eine allerdings häufige, aber nicht nothwendige Begleiterscheinung aufgefasst werden muss *(Botrychium)*. und

2. Dass die Einstülpung der Aussenmembran zwar eine nothwendige Folge des Cohäsionsmechanismus ist, sich anderseits aber auch in Fällen findet, in welchen der Cohäsionsmechanismus thatsächlich nicht vorkommt *(Equisetum)*.

Diese Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Es sei mir gestattet, Herrn Geheimrath Schwendener, auf dessen Anregung hin ich dieselbe unternommen habe, für das rege Interesse und die werthvollen Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Freiburg (Schweiz), botan. Inst., seit Oct. 1902.



Kritisches zur Systematik der Gattung *Alectorolophus*.

Eine Erwiderung auf Prof. v. Wettstein's „Bemerkungen" zu meiner Abhandlung: „Die grünen Halbschmarotzer. IV" [1]).

Von

E. Heinricher.

Prof. v. Wettstein klagt mich in der oben bezeichneten Schrift [2]) gewissermassen als den ewigen Störenfried an, der gleichsam nur auf der Suche nach Reibungsflächen sich befände (vergl. l. c., p. 685, Abs. 2). Nun, ich werde an anderer Stelle zeigen und begründen, dass es gerade kein Vergnügen ist, mit Prof. v. Wettstein zu polemisiren. Dass wissenschaftliche Polemik an sich etwas der Forschung nothwendig Innewohnendes ist, und dass aus dem Widerstreit der Meinungen der Fortschritt oft die allergrösste Förderung erfahren hat, brauche ich ja wohl nicht zu begründen.

In der Ueberzeugung, dass gewisse Anschauungen, die von Wettstein und seiner Schule in die Systematik eingeführt werden, darnach angethan sind, den Artbegriff vollständig zu verwirren, in der Ueberzeugung, dass das völlige Ausserachtlassen der gewöhnlichsten Einwirkungen äusserer Agentien auf die Gestaltung des Individuums seitens der Systematik, dem heutigen Standpunkte doch unmöglich entsprechen kann, endlich in der Ueberzeugung, dass, so nothwendig eine gründliche Ueberprüfung vieler unserer Pflanzen-Gattungen ist, eine solche doch eine ungleich vertieftere und werthvollere wäre, wenn an Stelle der Durchsicht ungezählter Herbarien, oder besser neben derselben, auch die Kultur der Arten

1) „Die grünen Halbschmarotzer, IV. Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. Kritische Bemerkungen zur Systematik letzterer Gattung." Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVII, H. 2, 1902.

2) R. v. Wettstein, „Bemerkungen zur Abhandlung E. Heinricher's: „Die grünen Halbschmarotzer, IV." Ebendort Bd. XXXVII, H. 4, 1902.

— und damit das Kennenlernen ihrer Variationsweite — betrieben würde, habe ich an der Hand solcher Kulturversuche eine speciellere Kritik geübt an der Arbeit von Sterneck: „Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Alectorolophus*“ (Oesterr. Botan. Zeitschrift 1895) und eingehender an einer Art gezeigt, wie durch einfache Variation der Ernährungsverhältnisse, des Lichtgenusses und dergleichen, die Pflanzengestalt variirt und variirt werden kann.

Diese Art gehörte in jene *Alectorolophus*-Gruppe, die Sterneck 1895 folgendermassen gliederte:

A. lanceolatus (Neilr.) Sterneck,
„ „ var. *a. subalpinus*,
A. angustifolius (Gmel.) Heynh.

A. lanceolatus und *A. angustifolius* sollten ein „saison-dimorphes“ Artenpaar sein, ersterer die frühblühende (aestivale) Form, letzterer die spätblühende (autumnale).

In diese *Alectorolophus*-Gruppe musste meine Versuchspflanze gehören, denn nur für die Angehörigen dieser, unter den einheimischen *Alectorolophi*, wurden grannenartige Spitzen an den Bracteen angegeben. Die Versuchspflanze, die ich zunächst von der Rofan-Spitze und der Hoch-Iss am Achensee erhalten hatte, erwähnte ich schon 1898 im II. Hefte der „Grünen Halbschmarotzer“. Schon dort widmete ich der „Bedeutung der Verzweigung für die Unterscheidung der Arten“ einen eigenen Abschnitt, und sprach schon dort jene Ansichten aus, welche ich durch specielle Kulturversuche und deren Ergebnisse im IV. Hefte der „Grünen Halbschmarotzer“ bewiesen zu haben glaube.

Die Pflanze, die auf den alpinen Standorten oft herrschend unverzweigt oder sehr wenig verzweigt vorkommt, wäre nach der Sterneck'schen Diagnose als *A. lanceolatus* zu bestimmen ge-

Sterneck'schen Diagnosen; denn ich hatte unter den Descendenten der Stammpflanzen von der Hoch-Iss reich verzweigte Exemplare gezogen (bis 8 Paare von Seitenzweigen, bei denen diese sich zum Theil stärker entwickelten als der blühende Endtheil des Hauptsprosses, Momente, die Sterneck als für die autumnale Art kennzeichnend erwähnte), während die Diagnose Sterneck's für *A. lanceolatus* angab: „Stengel unverzweigt, seltener mit kurzen Seitenästen." Mit dieser Diagnose konnten unmöglich die auf Taf. IV in Fig. 6, in den Fig. 7 und 8, Taf. V reproducirten Exemplare meiner Kulturen identificirt werden[1]).

Schliesslich muss ich betonen, dass mir der Name eigentlich ziemlich gleichgiltig sein konnte. Mit einem Angehörigen der Artgruppe hatte ich's zu thun, ob es der frühblüthige *A. lanceolatus* oder der spätblüthige *A. angustifolius* war, blieb sich ziemlich gleich; ich hatte nur den Beweis zu führen, dass ich aus den Samen der gleichen Pflanzen, je nach den Ernährungsbedingungen, einmal Pflanzen erziehen kann, die den diagnostischen Merkmalen Sterneck's nach der frühblühenden Art, das andere Mal solche, die jenen der spätblühenden Art entsprechen. Diesen Beweis glaube ich voll erbracht zu haben.

Nun kamen aber, knapp vor der Uebergabe meines Manuscriptes an die Redaction der Jahrbücher, in den referirenden Zeitschriften Wettstein's „Descendenztheoretische Untersuchungen. I. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche" [2]) zur Besprechung. Trotz einer Polemik, die darin gegen mich enthalten war, hatte ich keinen Sonderabdruck zugeschickt bekommen, den Bibliotheken und dem Buchhandel war die Arbeit noch nicht freigegeben. In der Vermuthung, dieselbe könnte Beziehungen zu meinen Untersuchungen enthalten, war ich bestrebt, Einsicht in dieselbe zu gewinnen. Zwei Monate lag mein Manuscript fertig, bis es mir gelang, durch die Akademie-Kanzlei einen Sonderabdruck zur Einsicht zu erlangen[3]).

1) „Die grünen Halbschmarotzer, IV."

2) Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien, LXX. Bd.

3) Herr Prof. v. Wettstein sagt in seiner Polemik, warum ich mich nicht bittlich an ihn gewandt. Er wird es wohl wissen, so gut als ich es wusste, dass er sich damals auf einer Forschungsreise in Brasilien befand, daher er wohl kaum umgehend meiner Bitte hätte willfahren können.

In der That beschäftigte sich die Abhandlung Wettstein's eingehend mit der Gattung *Alectorolophus*. Er unterschied darin mehrere Artgruppen, die aus je drei Arten bestanden. Auch die Gruppe *A. lanceolatus* und *A. angustifolius* wurde hierher gezogen. In einem gegebenen Schema hiess es:

Ungegliederte Hochgebirgsform	Saison-dimorphe Formen tieferer Region frühblühend	Saison-dimorphe Formen tieferer Region spätblühend
?	*A. lanceolatus* (Neilr.) Stern.	*A. angustifolius* (Gmel.) Heynh.

Darnach ist ersichtlich, dass Wettstein die ungegliederte Hochgebirgsform für diese Gruppe nur vermuthete, aber noch nicht kannte. Im ganzen Capitel über *Alectorolophus* war meiner Arbeit über diese Gattung in Heft II, „Die grünen Halbschmarotzer", mit keinem Worte Erwähnung gethan, und doch läge eigentlich der Gedanke nahe, dass meine dort gegebenen, kritischen Erörterungen und die Besprechung des Verhaltens der *Alectorolophus*-Pflanzen von der Hoch-Iss und vom Rofan Wettstein die Anhaltspunkte geboten haben, in der Artgruppe eine „ungegliederte" Hochgebirgsform zu vermuthen. Mir war es nun sofort klar, dass Wettstein meine Versuchspflanze als die „ungegliederte Hochgebirgsform" deuten werde. Ich gab dem auch Ausdruck in einem Nachtrage, den ich mit Rücksicht auf Wettstein's Schrift verfasste. P. 312 sagte ich: „Nun erscheint es mir ziemlich sicher, dass Wettstein diese Form, und die dritte Art der Gruppe, in der von mir als alpine Form des *A. angustifolius* in meine Kulturversuche einbezogenen Pflanze von der Hoch-Iss, von der Rofanspitze etc. erblicken wird."

An einer anderen Stelle seiner Schrift, wo er selbst die *lanceolatus-angustifolius*-Gruppe als noch nicht vollständig geklärt bezeichnet, gab v. Wettstein folgendes Schema:

Art	Unterarten
A. angustifolius (Gmel.) Heynh. *ampl.*	*A. lanceolatus* (Neilr.) Stern.; ungegliederte Hochgebirgsform mit ? [1]). ? [1]) (*A. subalpinus* Stern.), frühblühende Art, *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh., spätblühende Art.

1) Die Fragezeichen stehen im Original.

Man sieht hieraus, 1. dass er die Gesammtart *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh. benannte; 2. dass zwei der Unterarten als fraglich und noch nicht ganz sichergestellt bezeichnet waren; 3. ist auf den Widerspruch hinzuweisen zwischen dem ersten gegebenen p. 670 abgedruckten Schema, wo *A. lanceolatus* (Neilr.) Stern. als frühblühende Art aufgeführt ist, während sie im 2. Schema, mit den gleichen Autoren, wenn auch mit Fragezeichen, als die ungegliederte Hochgebirgsform bezeichnet wird[1]).

Nun wirft mir Wettstein in seiner Polemik vor, meine Bestimmung sei falsch gewesen. — Wie man ersieht, habe ich aber meine Pflanze vorsichtig mit dem Namen der Gesammtart belegt — *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh., den auch Wettstein verwendete. Ich sprach ferner stets von einer alpinen Form des *A. angustifolius*, in der Erkenntniss, dass die Pflanze von dem typischen *A. angustifolius* des Thales verschieden ist. Drittens habe ich selbst gesagt, dass meine Pflanze wahrscheinlich von Wettstein als die „ungegliederte Hochgebirgsform", die er damals allerdings nur vermuthete, aber nicht kannte, erklärt werden wird.

Nach alledem kann ich als Nichtflorist mit meiner Diagnostik zufrieden sein![2])

Prof. v. Wettstein fordert nun, ich hätte mein Manuscript völlig umarbeiten sollen, als mir auf Grund seiner „Descendenz-theoretischen Untersuchungen" die Einsicht kam, ich könnte die von Wettstein noch nicht entdeckte aber vermuthete „ungegliederte Hochgebirgsform" zu meinen Versuchen verwendet haben.

Ich gestehe offen, die vielen Fragezeichen in der Wettstein-schen Gruppirung der Art konnten mich dazu nicht bewegen. Meine Beweisführung fusste auf viel zu allgemeinen Grundsätzen, um werthlos zu erscheinen. Auch wenn ich die „ungegliederte Hochgebirgsform" (nach Wettstein-Sterneck) zu meinen Kulturversuchen verwendet habe, so bleibt die völlige Unzulänglichkeit der Sterneck'schen Diagnosen doch bestehen. Ich habe mit der

1) Dieser Widerspruch wird von Wettstein selbst als durch die noch nicht völlig ausreichende Kenntniss dieser *Alectorolophus*-Gruppe bedingt erklärt.

2) Ich halte es übrigens für durchaus ebenso berechtigt, die „ungegliederte Hochgebirgsform" in nähere Beziehung zu setzen mit dem *A. angustifolius* der Thalregion (Heinricher), wie (nach dem Vorgange von Sterneck-Wettstein) diese Beziehung mit dem frühblühenden *A. subalpinus* zu suchen. Hier steht Meinung gegen Meinung, eine sichere Entscheidung wird in einem solchen Falle nicht zu treffen sein.

von Wettstein nun als *A. lanceolatus* (Neilr.) Stern. — im Sinne seines zweiten Schemas, als ungegliederte Hochgebirgsform — erklärten Pflanze, nicht Pflanzen vom intermediären Bau erzielt — zwischen dem nunmehrigen saison-dimorphen Arten-Paar *A. subalpinus* und *A. angustifolius*, wie Wettstein behauptet, sondern auch die typischen Formen, den Diagnosen Sterneck's entsprechend, welche dieser für die frühblühende einerseits und die spätblühende andererseits gegeben hatte.

Selbstverständlich konnte ich nur die Arbeit Sterneck's berücksichtigen, die für den betreffenden Theil meiner Abhandlung das Substrat gab und die damals vorlag — die Arbeit von 1895, in der Oesterr. Botan. Zeitschrift. Seine Monographie erschien erst während des Druckes meiner Arbeit; die dort geänderten Diagnosen konnte ich nicht errathen. Gerade diese sehr stillschweigend vorgenommenen und doch sehr gewaltigen Aenderungen an der Diagnose des *A. lanceolatus* zeigen aber, dass meine Einwände recht angebracht waren, und dass offenbar schon meine in Heft II der „Grünen Halbschmarotzer", dort ohne Versuchsbelege gegebenen, kritischen Erörterungen Beachtung gefunden haben, wenn auch in der ganzen Sterneck'schen Monographie meine Studien über *Alectorolophus* kaum erwähnt werden[1]).

In einer Correspondenz, welche ich mit v. Sterneck geführt habe und worin er meinte, ich würde jetzt doch zugeben, dass meine Versuchspflanze *A. lanceolatus* sei, machte ich ihn darauf aufmerksam, dass zwischen dem *lanceolatus* seiner jetzigen Monographie und jenem seiner ersten Arbeit, die allein Substrat meiner kritischen Erörterungen sein konnte, weil nur sie zur Zeit vorlag, ein grosser Unterschied vorhanden sei; Herr Sterneck war so coulant dies unumwunden zuzugestehen. Er schreibt: „Ihre Bemerkung, dass mein *A. lanceolatus* (1895) und *A. lanceolatus* (1901) verschieden sind, richtiger gesagt, der letztere nur einen Theil des ersteren bildet, ist richtig und von mir nie bestritten

---

1) Nur p. 13 findet sich folgender Satz: „Auch auf die physiologischen Eigenschaften als Halbschmarotzer möchte ich nicht näher eingehen, da diese Untersuchungen schon ausser den Bereich meiner streng systematischen Arbeit fallen und überdies in gründlicher Weise bereits von Kerner (vergl. Pflanzenleben, II. Aufl., I, p. 170 [1896]), Wettstein, Heinricher u. a. vorgenommen wurden." Die „Objectivität" dieses Satzes brauche ich wohl nicht näher zu beleuchten!

worden. Ich hatte eben 1895 selbst das Wesen der mono- und dimorphen Sippen noch nicht erkannt gehabt. Wenn Sie sich daher auf meine erstere Anschauung (1895) gestützt haben" (war allein möglich, denn die Monographie Sterneck's wurde October 1901 ausgegeben, während ich mein Manuscript der Redaction Ende Juli eingesandt hatte), „so bin ich so zu sagen **selbst mit Schuld daran,** dass die drei Sippen *A. lanceolatus*, *A. subalpinus* und *A. angustifolius* von Ihnen verkannt wurden und Sie zu Folgerungen veranlasst haben, die heute, nachdem die Sippen in der Monographie (1901) klargestellt sind, doch wohl nicht in vollem Umfange haltbar sein dürften" [1]).

Es ist übrigens, um das Unausgegohrene in der Gruppirung dieser *Alectorolophi* zu kennzeichnen, nicht uninteressant auf Folgendes hinzuweisen.

In den, durch Sonderabdrücke vom Autor im Januar 1901 ausgegebenen „Descendenz-theoretischen Untersuchungen, I." hat von Wettstein von der in Discussion stehenden *Alectorolophus*-Gruppe, nachstehende, schon früher erwähnte Uebersicht gegeben.

Art.	Unterarten
A. angustifolius (Gmel.) Heynh. *ampl.*	*A. lanceolatus* (Neilr.) Stern. ?[2]), ungegliederte Hochgebirgsform. ?[1]) (*A. subalpinus* Stern.), frühblühende Art. *A. angustifolius* (Gmel.) Heynh., spätblüh. Art.

1) Ich muss übrigens doch durch die entsprechenden Citate belegen, wie sich die Diagnose des *A. lanceolatus* von der ersten Arbeit Sterneck's, 1895, die allein mir als Substrat vorlag, bis zur Monographie (1901) geändert hat.

1895 hiess es p. 272: „Stengel 8—15 cm hoch, mit schwarzen Strichen, fast kahl, meist einfach, unverzweigt, seltener mit kurzen Seitenästen; Internodien viel kürzer als die Stengelblätter. (Der freundliche Leser wolle sich hier der Mühe unterziehen und die Fig. 6, Taf. IV, Fig. 7, 8, 9 auf Taf. V in meiner Arbeit „Die grünen Halbschmarotzer. IV" ansehen und darnach beurtheilen, ob diese Exemplare nach obiger Diagnose als *lanceolatus* bestimmbar waren. Er wird dann viel besser den Vorwurf, dass ich falsch bestimmt hätte, würdigen, und die ganze Art der mir aufgedrungenen Polemik gekennzeichnet finden).

Jetzt in der Monographie heisst es: „Caulis 10—15 cm altus, nigro-striolatus, subglaber, internodiis multis, brevissimis, semper ramosus, ramis arcuato-adscendentibus, caule brevioribus, pari foliorum intercalarium unico vel nullo instructus". Die bedeutende Aenderung ist hervortretend: doch wird ein Blick auf meine oben angezogenen Abbildungen, welche ich vom nunmehrigen *A. lanceolatus* (in meiner Arbeit ist die Pflanze als alpine Form des *A. angustifolius* bezeichnet) zeigen, wie vag auch diese jetzigen diagnostischen Merkmale sind.

2) Die Fragezeichen stehen im Original.

In der am 1. October desselben Jahres erschienenen Monographie Sterneck's heisst hingegen die Gesammt-Art:

A. aristatus (Čelak.), die Unterarten (Sippen bei Sterneck)[1]) sind auf fünf angewachsen und zwar:
A. subalpinus,
A. simplex,
A. lanceolatus,
A. gracilis,
A. angustifolius.

In einer später folgenden Uebersicht der Gattungen sind allerdings *A. simplex* als var. *simplex* zu *A. subalpinus* und *A. gracilis* als var. *gracilis* zu *A. lanceolatus* gezogen.

Herr Prof. v. Wettstein hat neue Untersuchungen mit einwandfreiem Material verlangt. Nun diese Versuche waren aus eigenem Interesse an der Sache begonnen, ehe sie verlangt wurden. Dieses Material wird v. Wettstein hoffentlich anerkennen, da die Stammpflanzen, welche das Saatgut lieferten, Herr Dr. v. Sterneck, also der Monograph, zu bestimmen die Güte hatte.

Die Ergebnisse liegen heute nur hinsichtlich einer Art in vollem Umfange vor, die zweier oder dreier anderer werden erst im nächsten Jahre erwachsen. Um die Sache nicht zu zersplittern, will ich die Resultate seiner Zeit an anderer Stelle zusammenhängend darstellen und bildlich belegen. Hier sei nur bemerkt, dass alle Form- und Wuchsverschiedenheiten, die zu ziehen mir mit dem *A. lanceolatus* (der nunmehrigen „saison-dimorph" nicht gegliederten Hochgebirgsform) gelang, mir auch die frühblühende Art, *A. subalpinus*, in meinen Kulturen ergab. Ja, dass diese weiten Variationen in der Gestaltung auch auf dem natürlichen Standorte, der in kaum ein Joch Ausdehnung sehr wechselnde Bedingungen bietet, nahezu vollständig nachgewiesen werden konnten.

Die Stammpflanzen meiner Kulturen mit *A. subalpinus* Stern. wuchsen zwischen *Phragmites communis* am Arzler-Kalvarienberge bei Innsbruck. Sie erreichen hier die bedeutende Höhe bis über

---

1) Die Bezeichnung der Unterarten, also Elementar-Arten, mit dem Worte: „Sippen" halte ich für unglücklich gewählt, weil sie der wahren Bedeutung des Wortes widerspricht, man unwillkürlich immer an einen Verwandtschaftskreis denkt. Logisch wäre dieser Ausdruck eigentlich nur für die Gesammt-Arten, die jeweilig einen Complex von Unterarten umfassen, verwendbar.

1 m [1]). Ihre Descendenten in meinen Kulturen schwanken von 11—90 cm Höhe. Von den völlig unverzweigten Zwergpflanzen führt eine weite Stufenleiter, beginnend mit wenigen vorhandenen Zweigen, hinüber zu solchen mit einem Reichthum von Zweigen erster Ordnung, den ich noch an keiner anderen *Alectorolophus*-Art sah. Bis 12 Paare Seitenzweige erster Ordnung zählte ich an manchen Exemplaren, 7—8 Paare sind etwas ganz Häufiges.

Die starke Verzweigung soll nach Wettstein-Sterneck die *Autumnal*-Arten kennzeichnen. Ich sah an dem, als solche zu *A. subalpinus* gerechneten *A. angustifolius* nie eine so reiche Verzweigung. Die Verzweigung beginnt ferner bald schon tief unten an der Hauptachse, die „Seitenäste können mehr rechtwinklig vom Hauptstengel abgehen, streben bogig nach aufwärts und können den terminalen Stengel überragen“ (vgl. Sterneck, Monographie, p. 16), was für autumnale Arten kennzeichnend sein soll, oder es finden sich die Merkmale der ästivalen Arten ausgeprägt, d. h. die Zweige sind spärlicher vorhanden, stehen im oberen Drittel und sind schräg aufgerichtet; die Hauptachse kann als solche dauernd dominirend hervortreten. Die Extreme sind auf alle mögliche Weise verknüpft.

Ebenso schwanken die Verhältnisse rücksichtlich der Intercalar-Blätter, d. h. jener Blätter, welche zwischen den letzten Seitenzweigen und den Bracteen der blühenden Hauptachse eventuell eingeschaltet sind. Bald fehlen solche, bald sind 1, 2, auch 3 Paare vorhanden;. doch unter bestimmten Kulturbedingungen, die aber jederzeit ihre Realisirung auch in der freien Natur finden können, trat regelmässig eine beträchtliche Vermehrung dieser nach Wettstein-Sterneck zur Unterscheidung der saisondimorphen Arten so wichtigen Intercalarblätter ein. Ihre Zahl stieg auf 5, 7, ja selbst 10 und 12 Paare.

---

1) Sterneck (Monographie der Gattung *Alectorolophus*. Wien, 1901; Alfred Hölder) giebt an „caulis 15—30 cm altus“; brieflich nennt Herr v. Sterneck diese grossen Exemplare, von denen er einige zur Ansicht erhielt, eine „Monstrosität“. Ich kann dem unmöglich beipflichten, denn solche Individuen wuchsen zu Hunderten an der genannten Oertlichkeit und auch in den Kulturen traten sie bei geeigneten Bedingungen reichlich auf. Für Herbarien ist das Format solcher Exemplare allerdings wenig bequem, sie werden deshalb bei Seite geschoben — und werden daher beim Studium von Herbarmaterial nicht, oder nur ausnahmsweise, dem Forscher in die Hände gelangen.

Kurz gesagt, von einer erblichen Fixirung solcher Merkmale[1]), wie Art der Verzweigung, Fehlen oder Vorhandensein von Intercalarblättern fand ich keine Spur; im Gegentheil bestätigen meine Versuche neuerlich, dass diese zur Diagnosticirung der saison-dimorphen Artenpaare angeblich tauglichen morphologischen Merkmale — in Wirklichkeit unbrauchbar sind.

Wenn sie schon den geschulten, kritischen Botaniker nur zu verwirren im Stande sind, was soll der Florist mit ihnen anfangen! Der wird aus einer Art entschieden mehrere herausbestimmen. Ein Exempel dafür soll später gegeben werden.

Ganz ähnlich wie mit den eben besprochenen, morphologischen Merkmalen verhält es sich, wenigstens zum Theil, mit den Internodien. Ihre Länge erwies sich bei den kultivirten, von Sterneck als *A. subalpinus* bezeichneten Pflanzen als sehr variabel. Ohne die Sache in ihren Extremen zu erschöpfen, gebe ich als Beispiel einige Internodienlängen, wie sie bei verschiedenen Exemplaren herrschten. Einfluss auf dieselbe haben in erster Linie Ernährung und Licht. Bei schwach ernährten und starker Beleuchtung ausgesetzten Exemplaren finden sich Internodien von 0,9—1,2 cm vor, bei besserer Ernährung und guter Belichtung steigert sich die Länge derselben auf 3,2—4 cm, bei guter Ernährung aber mehr oder minder grosser Beschattung durch die Wirthspflanzen, erhöhen sich diese Maasse auf 5, 4, 6,3, 8,3 cm und darüber. Die gestreckten Internodien, die *A. subalpinus* als ästivale Art kennzeichnen sollen, sind also durchaus nicht immer vorhanden.

Anders verhält es sich mit der Zahl der Internodien (wenigstens bei dieser meiner Versuchspflanze) und in dem Punkte widerspricht eigentlich meine Versuchspflanze, die Sterneck als den ästivalen *A. subalpinus* erklärt, dem Kennzeichen, welches er für die Aestivales aus der Internodienzahl schöpft. Er sagt nämlich: „Stengel mit wenigen, gestreckten Internodien“ (Monographie p. 16). Nun hat aber eine schlecht ernährte nur 15 cm hohe,

1) Vergl. Sterneck, Monographie. p. 17, wo es heisst: „Erfahrungen an anderen Gattungen, bei denen sich der Saisondimorphismus gleichfalls beobachten lässt, haben gelehrt, dass es sich hierbei um constante, auf die Nachkommenschaft vererbliche Merkmale handelt, sowie dass das Auftreten dieser Eigenschaften in innigster Beziehung mit der Blüthezeit steht.“

unverzweigte Zwergpflanze über 24 Internodien; am 24. sitzt die einzige entfaltete Blüte. Eine Pflanze mittlerer Höhe und Stärke (67 cm hoch) hat die nahezu gleiche Internodienzahl, und bei einem sehr kräftigen, stark verzweigten Individuum von 87 cm Höhe ist die Zahl der Internodien kaum über 30. (Die ganz genaue Bestimmung der Internodienzahl ist wegen der gestauchten Internodien der Gipfelknospe am getrockneten Material schwer möglich; übrigens liegt das, was gezeigt werden sollte, genügend klar vor[1]).

Aber auch in der Blüthezeit sind *A. subalpinus* und *A. angustifolius* (auch hier wurden die Stammpflanzen von Dr. v. Sterneck revidirt, resp. meine Bestimmung richtig befunden) kein scharf ausgesprochenes, „saison-dimorphes“ Artenpaar. *A. subalpinus* begann am 3. Juli 1902 in meinen Kulturen zu blühen; für *A. angustifolius* habe ich den Beginn nicht notirt, nur den 5. August als Höhepunkt des Blühens verzeichnet[2]). Angenommen der Beginn des Blühens falle bei beiden Arten einen Monat auseinander (eine sicher zu hohe Schätzung), so bleibt doch die Thatsache von Belang, dass während des Blühens des autumnalen *A. angustifolius* noch zahlreiche Exemplare des *A. subalpinus*, der Aestival-Art, in Blüthe standen oder zur Blüthe gelangten; ja dass *A. subalpinus* noch heute (14. August) blüht und eine grössere Reihe blühender Exemplare erst am 4. September eingelegt wurde. Der zu *A. subalpinus* angeblich „saison-dimorphe“ *A. angustifolius* meiner diesjährigen Kulturen hatte zu dieser Zeit schon abgeblüht, nur 1 Exemplar stand noch am 6. September in Blüthe. Die ästivale Art hat also im allgemeinen länger geblüht als die autumnale!

Der als „saison-dimorph nichtgegliederte Hochgebirgsform“ bezeichnete *A. lanceolatus* stand, meinen d. J. im Gebirge gemachten Beobachtungen nach, um den 16. August im Höhepunkt des Blühens; am 19. September fand ich ihn meist in Frucht, blühend nur mehr in schattigen Lagen.

Prof. v. Wettstein hat die, auf Grund der Versuche mit *A. lanceolatus* (bei mir alpine Form des *A. angustifolius*), von

1) Es ist mir übrigens auf Grund meiner Kulturversuche nicht zweifelhaft, dass unter der Sterneck'schen Bezeichnung *A. subalpinus* 2 Arten cumulirt sind. Darüber aber Eingehenderes erst in der Folge.

2) Das heurige im Frühling und Frühsommer rauhe, kalte Jahr ist zu berücksichtigen und verschiebt etwas die Blütheperiode, doch werden davon gleichmässig beide Arten getroffen. Im Vorjahre begann der spätblüthige *A. angustifolius* im Mittelgebirge (Lans ober Innsbruck) schon am 23. Juli zu blühen.

mir gezogenen Schlüsse, deshalb weil ich mit einer „saison-dimorph nicht gegliederten“ Art experimentirt hätte, als „vollständig hinfällig“ bezeichnet, ja die Resultate als „glänzenden Beweis für die Richtigkeit seiner von ihm ausgesprochenen Ansichten“ erklärt. Das letztere war meiner Anschauung nach durchaus nicht der Fall, das erstere aber hatte wenigstens einen Schein von Berechtigung.

Kann Herr von Wettstein die neuen, womöglich noch prägnanteren Ergebnisse meiner Kulturen mit dem von Sterneck determinirten, frühblühenden *A. subalpinus* auch als „gänzlich hinfällig“ bezeichnen? Sind diese Ergebnisse auch ein „glänzender Beweis seiner Ansichten“? Hat sich das Ergebniss der Versuche wirklich in irgend einer belangreichen Weise geändert, als ich an die Stelle der angeblich „saison-dimorph nicht gegliederten“ Art die frühblühende Art eines angeblich saison-dimorph gegliederten Artenpaares setzte; hat sich dabei der grosse, von Wettstein erwartete Unterschied ergeben? In Wirklichkeit dürften die mit *A. subalpinus* durchgeführten Experimente wohl für die Richtigkeit des von mir von allem Anfange an vertretenen Standpunktes einen schlagenden, um nicht zu sagen „glänzenden“ Beweis erbringen.

Ich habe eingangs gesagt, dass in der Wettstein'schen Schule Anschauungen zu Tage treten, die im Stande sind, den Artbegriff vollständig zu verwirren. Zu dem Ausspruch muss ich eine Erläuterung geben und will diese anknüpfen an die „Monographie der Gattung *Alectorolophus*“ von Dr. J. v. Sterneck.

In dieser Schrift ist ausserordentlich viel die Rede vom „phylogenetischen Zusammenhang“, von „gründlicher Erforschung der Gattung in descendenz-theoretischer Richtung“ etc. Ihre Be-

„Beweiskraft“ des in der Monographie Vorgebrachten fehlt es sehr. Denn alles ist Speculation, dem exacten Versuch wird mit Aengstlichkeit aus dem Wege gegangen.

Herrn v. Sterneck habe ich im brieflichen Verkehr als einen liebenswürdigen Mann kennen gelernt. Wenn ich ihm in diesen Zeilen etwas nahe trete, so möge er mir dies freundlichst verzeihen, doch in der Wissenschaft gilt nicht die Person, sondern die Sache. Ueberdies zweifle ich nicht an dem guten Willen und Fleisse Dr. Sterneck's, auch nicht daran, dass in seiner Monographie verwerthbare Ergebnisse enthalten sind; aber an kritischer Schulung fehlt es ihm, was weniger seine Schuld ist — sondern in den Verhältnissen gelegen ist. Herr v. Sterneck ist nicht Fachbotaniker, sondern k. k. Bezirks-Commissär, also Jurist. Das bringt nicht nothwendig mit sich, dass er auf botanischem Gebiete nicht Brauchbares, ja Werthvolles, leisten kann, aber weise Beschränkung thut jedenfalls noth. — Wenn aber jemand die Versuche, welche ich mit meinem *Alectorolophus* anstellte, „widernatürlich“ nennt, und die gezogenen Pflanzen „Anomalien“ und weiter schreibt: „Es ist daher, um bei Ihren Worten zu bleiben“, „„die Hand des Experimentators““, aber keineswegs die Natur, die Alleinherrscherin in der systematischen Botanik, die diese „Uebergänge“[1]) schafft; sie giebt uns werthvolle Aufschlüsse, wie die Pflanzen bei veränderten Lebensbedingungen sein könnten, nicht aber, wie sie in der Natur sind. Darum sind solche Experimente, so werthvoll sie anderweitig sind, für die Systematik nicht in's Gewicht fallend“, so bezweifle ich, ob er mit solchen Aussprüchen seine Reife zum Betrieb descendenztheoretischer Studien zu belegen vermag.

Was sind die „widernatürlichen“ Bedingungen, welche ich in meinen Kulturen geschaffen habe? Habe ich die Pflanzen ohne Licht oder durstend gezogen, oder etwa mit Giftstoffen gefüttert? Ich dachte mit ihnen nur die Natur zu copiren. Die einen Samen wurden an schwache Nährpflanzen gebracht, auf steinigen, mageren Boden, den anderen wurde dichter Grasbestand geboten, wieder andere mit Korn gleichzeitig angebaut. Vor so heimtückischen

1) Wie schon wiederholt betont, wurden nicht nur „Uebergänge“ sondern zahlreich die Form-Extreme gezogen, die entweder für frühblühende oder für spätblütige Arten als kennzeichnend angegeben werden.

Experimenten sollen im Freien die Samen der Pflanzen geschützt sein? Und in der That hebe ich ja in dieser Schrift p. 674 hervor, dass ich nahezu alle die verschiedenen Grössen, Wuchs- und Verzweigungsverhältnisse, welche ich mit dem später in Untersuchung gezogenen *A. subalpinus* in meinen Kulturen erhielt, auf engem aber wechselndem Areale auch in freier Natur aufzufinden vermochte.

Doch nun zum Kernpunkt, warum ich von einer Verwirrung des Artbegriffes spreche. Ich kehre hier zur Artgruppe des *Alectorolophus aristatus* (Čelak.) Stern. zurück. Wie schon p. 674 angeführt, unterscheidet Sterneck jetzt 5 Unterarten oder Sippen dieser Stammart.

A. aristatus { *A. subalpinus*, *A. simplex*, *A. lanceolatus*, *A. gracilis*, *A. angustifolius*.

A. simplex und *A. gracilis* werden an anderer Stelle auch als Varietäten der Arten *A. subalpinus* und beziehungsweise *A. lanceolatus* genannt. In jedem Falle wird mit *A. simplex*, *A. gracilis* und ähnlichen „Sippen“ anderer Artgruppen ein phyletischer Begriff verbunden, es sollen jüngste Art-Ausgliederungen sein. Es seien das zwergige, unverzweigte, wenigblütige Formen der Hochgebirge.

Man sucht aber vergeblich hier nach einem Beweis, dass diese Eigenschaften erblich sind, denn Kulturversuche hat Herr Dr. Sterneck nicht durchgeführt, und erst jetzt unternimmt er, wie er schreibt, solche; jetzt, nachdem die zweite Bearbeitung der Gattung in der „Monographie“ vorliegt.

Die Herrn kennen sich sehr gut aus, wie die Ureltern der jetzigen Arten in der Tertiärzeit beschaffen waren, wie sie sich in der Eiszeit und prähistorischen Zeit gegliedert haben mochten; die wunderschönsten Stammbäume werden beigegeben. Das ist ja alles recht schön, doch bleibt hier das Meiste ziemlich werthlose Speculation. Für die Gegenwart, wo das Experiment möglich ist und wirklich Werthvolles schaffen kann, und wo eine gründliche Untersuchung eines Arten-Complexes meiner Ansicht nach viel mehr Bedeutung hat, als eine auf vergleichender Untersuchung von Herbar-Material allein aufgebaute Monographie, bedienen sie sich aber leider ebenfalls der Speculation.

Ich erkläre die Arten oder Varietäten der *A. aristatus*-Gruppe, die Sterneck als *A. simplex* und als *A. gracilis* bezeichnet, und ebenso seinen *A. rusticulus* (es werden solcher Arten noch mehrere sein, ich spreche aber nur von denjenigen, welche ich aus eigener Anschauung kenne) einfach als Hungerformen [1]). Zum Belege dieser Anschauung Folgendes:

1. Dem Parasitismus der Gattung schenkt Sterneck in seiner ganzen Schrift keine Beachtung. Obwohl Hungerformen bei allen Pflanzen vorkommen, so sind sie vielleicht bei Schmarotzern noch besonders in Rechnung zu ziehen.

2. Herr v. Sterneck hat meine Stammpflanzen jenes *Alectorolophus* zur Einsicht erhalten, den ich in meinen Kulturversuchen, über die Heft IV „der grünen Halbschmarotzer" berichtet, einer breiteren Untersuchung unterworfen habe; den ich als alpine Form

1) In einer Fussnote seiner „Descendenz-theoretischen Untersuchungen, I," p. 322, die voll abgedruckt ist in den „Bemerkungen" *) zu meiner Abhandlung „Die grünen Halbschmarotzer, IV" nennt v. Wettstein meinen Einwand, „dass die Verzweigung von den Ernährungsverhältnissen so sehr abhängig erscheint, dass sie nur in bescheidenstem Maasse und in der vorsichtigsten Weise diagnostisch verwendbar erscheint" recht überflüssig. Er sagt: „das ist etwas allbekanntes und selbstverständliches". Letzteres stimmt! Auch mir kam es eigentlich elementar vor auf solche Dinge aufmerksam machen zu müssen. Aber gerade die Aufstellung der „Sippen" (Arten): *A. simplex*, *A. gracilis*. *A. rusticulus* etc. zeigt neuerlich, wie richtig mein in Heft II „der grünen Halbschmarotzer" ausgesprochenes, oben citirtes Mahnwort war, obschon es seitens Sterneck's keine Beachtung erfahren hat. Wie nimmt sich, gegenüber der Aufstellung der eben genannten Arten, das an gleicher Stelle von Wettstein gegebene Exempel eines etwa einblüthigen *Hyacinthus orientalis* aus, dessen wegen man die Diagnose „traubige Inflorescenz" nicht ändern werde? Und doch ist die Aufstellung solcher Arten, wie *A. simplex*, *A. gracilis*. *A. rusticulus* eigentlich ganz das Gleiche, als wenn man einen verkümmerten, einblüthigen *Hyacinthus orientalis* zur eigenen Art erheben würde.

Vollends unerkennbar ist mir auch die „Evidenz" folgenden Satzes auf p. 695 von Wettstein's Polemik: „Dass die stärkere Verzweigung der spätblüthigen Formen nicht durch Ernährungsverhältnisse allein bedingt ist, geht zur vollsten Evidenz daraus hervor, dass die Anlagen der axillären Sprosse sich schon in der überwinternden Knospe finden, wie ich dies bei *Gentiana Rhaetica* constatiren konnte". (Es braucht doch kaum erwähnt zu werden, dass die Anlage von Knospen das Ergebniss vorangegangener günstiger Ernährungsverhältnisse sein kann). Uebrigens habe ich an *Gentiana*-Arten ebenfalls den Wettstein'schen Anschauungen sehr widersprechende Beobachtungen gemacht. — Ferner sei nochmals daran erinnert, was schon beim Berichte über die Kultur des *A. subalpinus* erwähnt wurde: dass diese von Sterneck determinirte, „frühblüthige" Art, unter günstigen Bedingungen, das Maximum von Verzweigung zeigt, das ich überhaupt an einem *Alectorolophus* beobachtet habe.

*) Diese Jahrbücher, Bd. XXXVII. H. 4, p. 695.

des *A. angustifolius* bezeichnete, der nach Sterneck'scher dermaliger Nomenclatur *A. lanceolatus* ist.

Diese Stammpflanzen waren unverzweigt, oder hatten wenige, zwei, höchstens vier, Seitenäste. Ihren Typus geben die Figuren 4 und 5, Taf., IV (die grünen Halbschmarotzer, IV) wieder. Obwohl die Pflanzen auf dem gleichen Standorte, auf dem Rofan, gewachsen waren, bezeichnet Herr v. Sterneck die verzweigten als *A. lanceolatus*, die unverzweigten als *A. gracilis*.

3. Ich sandte Herrn Sterneck ein Spannblatt mit einem *Alectorolophus*, der ohne beabsichtigende Auswahl auf dem Schlern gesammelt wurde, und den ich für *A. minor* hielt, zur Revision. Die Exemplare waren alle aus dem gleichen, nicht über 1 qm grossen Rasenstück ausgehoben worden. Herr Sterneck nennt die unverzweigten Exemplare *A. rusticulus*, diejenigen die 1 Paar Zweige besitzen *A. minor*.

4. Auch die, aus den grossen, 1 m hohen Stammpflanzen im Phragmitetum am Arzler-Kalvarienberg zu hunderten gezogenen Hungerpflanzen des *A. subalpinus* entsprechen vollkommen dem, was Herr v. Sterneck *A. simplex* nennt; ja er hat auch unverzweigte Pflanzen, die angrenzend an das Phragmitetum, auf schlecht nährendem Substrat standen und eingesammelt wurden, als *A. simplex* determinirt.

5) Vom Iss-Anger im Hallthal stammende, unverzweigte *Alectorolophus*-Pflanzen wurden Herrn Sterneck zur Bestimmung übersandt. Er nannte sie *Alectorolophus simplex*. Saatgut der betreffenden Pflanzen wurde zu Kulturen verwendet, die bis auf eine im laufenden Jahre noch keine Pflanzen ergaben. Nur eine Kultur, die ich im Hochgebirge angelegt habe, lieferte schon in dem Jahre 5 Pflanzen. Drei davon erhielt Herr von Sterneck mit Angabe des Standortes (allerdings nicht mit der ihrer Abstammung von seinem *A. simplex*) zur Ueberprüfung. Die Pflanzen, die schlechte Ernährungsverhältnisse gehabt hatten, waren unverzweigt, nur eine hatte ein Paar Seitenzweige. Herr Sterneck bestimmte diese Descendenten des *A. simplex* als *A. subalpinus*.

Durch solche Methodik werden unsere descendenz-theoretischen Anschauungen und Kenntnisse nicht vertieft, insbesondere, wenn jede Spur, ja jeder Versuch einer exacten Beweisführung mangelt.

Uebrigens scheine ich mit dieser Auffassung nicht isolirt dazustehen; dafür sprechen die zustimmenden Aeusserungen, die mir

mehrfach gewiegte Systematiker und Floristen auf die Zusendung meines Heftes IV „Der grünen Halbschmarotzer“ zukommen liessen, und solches erblicke ich auch in der Bemerkung, welche Schinz in einer Abhandlung[1]) einfliessen lässt und die lautet: „denn, das dürfte dem Leser der berührten Monographie (Sterneck, Monographie der Gattung *Alectorolophus*) kaum entgehen: der Begriff der „Art“ weicht nicht unerheblich von dem in unserer Flora vertretenen ab“[2]).

Noch habe ich das p. 676 versprochene Exempel zu geben. Ich sagte, dass der Florist bei Verwendung der diagnostischen Merkmale Sterneck's in Folge der Wandelbarkeit, welche die Wuchsverhältnisse nach den Ernährungs- und anderen äusseren Bedingungen zeigen, Gefahr läuft aus einer Art mehrere herauszubestimmen. Dieser Gefahr entging, wie der Versuch lehrte, auch der Monograph nicht.

Ich sandte an Herrn von Sterneck einen kleinen Theil (das aufgesammelte und aufbewahrte Material dürfte mehrere Hunderte von Individuen umfassen) der unter verschiedenen Bedingungen gezogenen Pflanzen, die alle Descendenten der vorzugsweise auf *Phragmites com.* gewachsenen, 1 m hohen Riesenpflanzen des *A. subalpinus* vom Arzler-Kalvarienberge waren. Natürlich sagte ich nicht, dass es Descendenten der Pflanze vom Arzler-Kalvarienberg sind, welche Sterneck als *A. subalpinus* determinirt hatte; denn es kam mir darauf an zu sehen, ob er, als Monograph der Gattung, mittels seiner Diagnosen imstande sei die verschiedenen Formen einer Art als zu ein und derselben gehörig zu erkennen.

Eine grössere Anzahl von Exemplaren hat Herr Sterneck als *A. subalpinus* erkannt, doch eine Reihe anderer Descendenten des *A. subalpinus* wurden auch als andere Arten determinirt. So werden aus den Descendenten des *A. subalpinus* die drei Arten: *A. subalpinus*, *A. simplex*

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Schweizerflora. „Die schweizerischen Vertreter der Gattung *Alectorolophus* etc.“; in Extrait du Bulletin de l'Herbier Boissier. Seconde serie (1902). No. 4.

2) Ausserordentlich absprechend urtheilt über die Wettstein'sche Monographie der Gattung *Euphrasia* und über jene v. Sterneck's *(Alectorolophus)* Prof. Velenovsky in der inzwischen erschienenen Abhandlung: „Moderne Richtungen der Pflanzen-Systematik.“ Sonderabdruck aus „Vestniku české Akademie císaře Františka Josefa pro vědy, slovesnost a umění“, Bd. XI, 1902. Die Uebersetzung des in böhmischer Sprache publicirten Aufsatzes verdanke ich dem Herrn stud. phil. A. Zwack.

und *A. angustifolius* herausbestimmt — und drei Pflanzen, obwohl in Blüthe und vollständige Exemplare — werden „als monströs und nicht bestimmbar" bezeichnet.

Nachdem ich eingangs gezeigt habe, auf welche Weise und mit welchen Mitteln man mir eine falsche Bestimmung an den Kopf geschleudert hat, empfand ich allerdings einige Genugthuung über den Ausfall meines Experimentes.

Im übrigen möge Herr v. Sterneck überzeugt sein, dass ich selbst vielleicht am meisten die Schwierigkeiten solcher Determinationen zu würdigen weiss; aber es ist hoffentlich nicht nutzlos, wieder einmal gezeigt zu haben, wie weit unsere Kenntnisse in der Systematik reichen, wie sicher sie sind.

Gewundert hat mich höchstens die Bestimmung von 9 schwach ernährten Pflanzen des *A. subalpinus*, welche Sterneck auf drei Spannblättern vorlagen, als „Kümmerformen des *A. angustifolius*"; deshalb, weil ihm gleichzeitig auf einem andern Spannblatte auch Hungerpflanzen des *A. angustifolius verus* vorgelegen waren.

Dass er Hungerformen des *A. subalpinus* als *A. simplex* bezeichnete, den er ja auch als Var. zu *subalpinus* in nähere Beziehung setzt, schien mir sehr erklärlich. Ich bin sogar überzeugt, dass er noch manche dieser Formen als *A. simplex* benannt hätte. wenn ich an Stelle von Thal-Standorten (entsprechend den Kulturen) alpine Standorte gesetzt hätte. Und dass Herr v. Sterneck drei Pflanzen als „unbestimmbar" bezeichnet hat, finde ich sehr berechtigt, nur mit ihrer Bezeichnung als „Monstrositäten" kann ich mich nicht einverstanden erklären.

Hier liegt ein sehr interessantes Ergebniss meiner Versuche vor, und es ist ganz erstaunlich, wie einfache, ganz natürliche Verhältnisse die Gestalt der Pflanzen beeinflussen können. Jene Exemplare sind zumeist zwischen Roggen gezogen. Auf die Nährpflanze im engeren Sinne kommt es jedoch nicht allein an, sondern auf andere, mit dem Wachsen zwischen ihr verbundene Momente. Im Roggenfelde wurden alle Pflanzen wesentlich verändert und alle in gleichsinniger Art. Nur erwuchsen zwei zum Theil verschiedene, natürlich durch Uebergänge verbundene Formen, je nach dem Maass der Ernährung. Entweder waren es sehr grosse Exemplare, reich verzweigt — die offenbar viele Wurzeln der Wirthspflanze zu ergreifen in der Lage waren — oder hohe, schwächliche Pflanzen, ohne Verzweigung, wenn sie keiner Roggenpflanze direct anstanden und nur wenige Wurzeln ergriffen hatten.

Dass es auf den Roggen speciell nicht ankommt, beweist die Thatsache, dass auch in der Parcelle, wo *Phleum* als Wirth geboten war, einzelne solche Exemplare aufwuchsen.

Um die Veränderungen kurz anzudeuten, bestehen sie in einer viel dunkleren Tönung des Laubes, in dem grossen Chlorophyllreichthum der Bracteen, welche nicht den bleichen Farbenton zeigen, der sie bei vielen *Alectorolophi* gewissermassen zu einem Schauapparat für die Inflorescenz erscheinen lässt, und bei den grossen, verzweigten Exemplaren in einer regelmässigen Vermehrung der Intercalarblätter, worüber schon an einer anderen Stelle (p. 675) gesprochen wurde[1]).

In diesen Pflanzen, das ist zugegeben, würden viele und ausgezeichnete Systematiker nicht Descendenten des *A. subalpinus* vom Arzler-Kalvarienberge erkannt haben.

Kann man aber die im Roggenfelde erwachsenen Pflanzen Monstrositäten nennen, wo doch die gleiche Ausbildung in so vielen Exemplaren wiederkehrte? Ich glaube nicht. Hundert Meter vom Arzler-Kalvarienberg stehen Roggenfelder; im grasigen Gehänge um den Kalvarienberg findet sich *A. subalpinus* reichlich. Wird er da nicht häufig in die Getreidefelder eindringen und dort doch hoffentlich die gleichen Formänderungen zeigen, wie in meinen Kulturen! Darum bleibe ich bei der Ansicht, dass der moderne Systematiker heute, wo es angeht, und bei den Arten unserer einheimischen Flora ist dies der Fall, Kulturversuche vorzunehmen hat, damit daraus eine möglichst erschöpfende Kenntniss der Arten erstehe.

Ich habe den Kernpunkt der Streitfrage ziemlich eingehend behandelt und hierfür einiges neue Material beigebracht. Auf kleinliche Einwürfe und, sagen wir, nicht ganz entsprechende Auslegungen Wettstein's, die eigentlich abseits liegen, einzugehen und zu antworten, widerstrebt mir. Wer mehr logisches Denken bei seinen Arbeiten entfaltet, wer auf schlecht fundirten Prämissen

1) Wenn die Schwierigkeiten einer unverkleinerten Reproduction nicht zu grosse sein sollten, worüber ich heute noch kein sicheres Urtheil habe, so gedenke ich meine Versuchsergebnisse mit *Alectorolophus subalpinus* in der Form von 3—4 Wandtafeln herauszugeben. Auch besitze ich so reichlich getrocknetes Material der verschiedentlich kultivirten Pflanze (sowie der Stammpflanzen von Arzl), dass ich in der Lage bin, einer grösseren Anzahl von Instituten, welche sich dafür interessiren, 3—4 Tableaux im Format 1 : 0,7 m anzubieten. Die Kosten der Adjustirung (es dürfte sich empfehlen, die Tableaux unter Glas in Rahmen unterzubringen), der Verpackung und Versendung hätten die betreffenden Institute zu tragen.

arbeitet, das mögen andere entscheiden Nur eins sei gesagt: wenn Wettstein meinen Schluss von dem Verhalten der Arten der Gattung *Alectorolophus* auf jene der Gattung *Euphrasia* unlogisch findet, so mag er diese Auffassung hegen. Ich kann sie nicht theilen. *Euphrasia* ist eine in ihrer systematischen Stellung wie in der Lebensweise *Alectorolophus* so nahestehende Gattung, dass mir mein Schluss berechtigt erscheint. Bekanntlich habe ich einige Arten auch eingehender beobachtet und wiederholt kultivirt; auch bin ich erbötig, wenn mir Wettstein keimfähiges und authentisches Material einer frühblühenden Art eines saison-dimorphen Artenpaares, etwa von *Euphrasia montana*, in genügender Menge verschafft, unsere divergirende Ansicht durch das Experiment zu entscheiden. Nur möchte ich dringend ersuchen, dass ich nicht, wie es einmal der Fall war, statt des Samens der verlangten *Euphrasia*-Art den einer ganz andern bekomme.

Dass die Aufstellung guter Diagnosen schwierig ist, habe ich schon früher zugegeben; auf Grund meiner weiteren Erfahrungen durch die Kulturversuche mit *A. subalpinus* sage ich sogar: sie sind für die Arten der Gattung *Alectorolophus* sehr schwierig herauszufinden. Ohne eingehende Versuche mit den Arten werden diese überhaupt kaum abzugrenzen sein. Aber diese Schwierigkeiten müssen in den Diagnosen auch betont sein. Die Sterneck'schen Diagnosen treten im ganzen so sicher auf, dass man meinen könnte, jeder Gymnasiast wäre im Stande, darnach die Arten mit Leichtigkeit zu bestimmen. Und welche Schwierigkeit der Monograph selbst hat, die Angehörigen der gleichen Art zu erkennen, dafür haben wir ja früher ein Beispiel angeführt.

Dem Verlangen Wettstein's, ich selbst solle Diagnosen geben, folge ich nicht; das liegt zu fern meiner Arbeitsrichtung und Neigung. Trotzdem hielt ich mich berechtigt, und halte es auch für verdienstlich, zu zeigen, wie unzulänglich die Sterneckschen Diagnosen sind, und wie speciell die Unterscheidung „saisondimorpher“ Arten-Paare auf Grund der vorhandenen Diagnosen nicht durchführbar ist.

Hier wird es nun noch nothwendig, meine Stellung zur ganzen Frage des „Saison-Dimorphismus“ im Pflanzenreiche zu präcisiren.

Prof. Wettstein sagt in seinen „Bemerkungen“: „Prof. Heinricher giebt selbst zu, dass die Unterscheidung der saisondimorphen Arten berechtigt ist.“ Als Beweis hierfür citirt er als Fussnote folgenden Satz aus meinen „grünen Halbschmarotzern, IV“,

p. 304, nämlich: „Sowie ich indess hinsichtlich der Arten *Odontites serotina* und *O. verna* auf Grund der Kulturversuche zu der Erkenntniss gekommen bin, dass es in der That verschiedene Arten sind, so gebe ich dies auch bezüglich des Artenpaares *Alectorolophus lanceolatus* und *A. angustifolius* zu.“ Ich glaube nicht, dass dieser Satz das beweist, wofür ihn Prof. Wettstein als Beweis führen will.

Ich halte den Gedanken, dass ein „Saison-Dimorphismus“ im Sinne Wettstein's bestehe, für ganz anregend und vielleicht fruchtbar. Aber die Sicherstellung der saison-dimorphen Arten-Paare, welche als Beispiele aufgeführt wurden, erscheint mir noch ausserordentlich mangelhaft; beziehungsweise, das Vorhandensein eines Saison-Dimorphismus bei vielen von ihnen noch sehr fraglich.

Als relativ gut fundirt steht das Arten-Paar *Odontites verna* und *O. serotina* da. Hier ist durch eingehendere Versuche, zuerst von mir, dann von Wettstein, gezeigt worden, dass die im ganzen sehr ähnlichen Arten in ihren Blüthezeiten stark abweichen, sodass die Grundbedingung vorhanden ist, diese Arten aus einer als „saison-dimorphes“ Paar ableiten zu können.

Im übrigen sind mir aber die Angaben, welche Prof. Wettstein von Kulturen mit den Arten anderer Gattungen macht, zu wenig ausführlich, um überzeugend zu sein. Angeführt werden Kulturen mit *Gentiana solstitialis* und *G. Rhaetica*[1]). Die Kultur der Gentianen ist bekanntlich schwierig; genaue Mittheilungen wären hier sehr am Platze. Beobachtungen haben mir gezeigt, dass eine autumnale Art massenhaft in Form einblüthiger Pflänzchen auftritt, und dass auch hier alle Uebergangsstufen von wenig verzweigten zu sehr stark verzweigten Pflanzen vorkommen. Ausser der Ernährung wird hier wohl auch das Alter der Pflanzen für das Maass der Verzweigung mitbestimmend sein. Wie alt werden diese Pflanzen? Ich glaube, man weiss sehr wenig darüber, und langwierige Kulturversuche können hier erst ein sicheres Fundament schaffen.

Sehr skeptisch stehe ich der Unterscheidung saison-dimorpher Arten-Paare in der Gattung *Melampyrum*, besonders bei den Arten *M. silvaticum* und *M. pratense*, gegenüber. Herr Wettstein erwähnt etwas von einer Kultur des *M. grandiflorum*[2]), die im Wiener

---

1) Descendenz-theoret. Unters. I, p. 313.

2) Descendenz-theoret. Unters. I, p. 326.

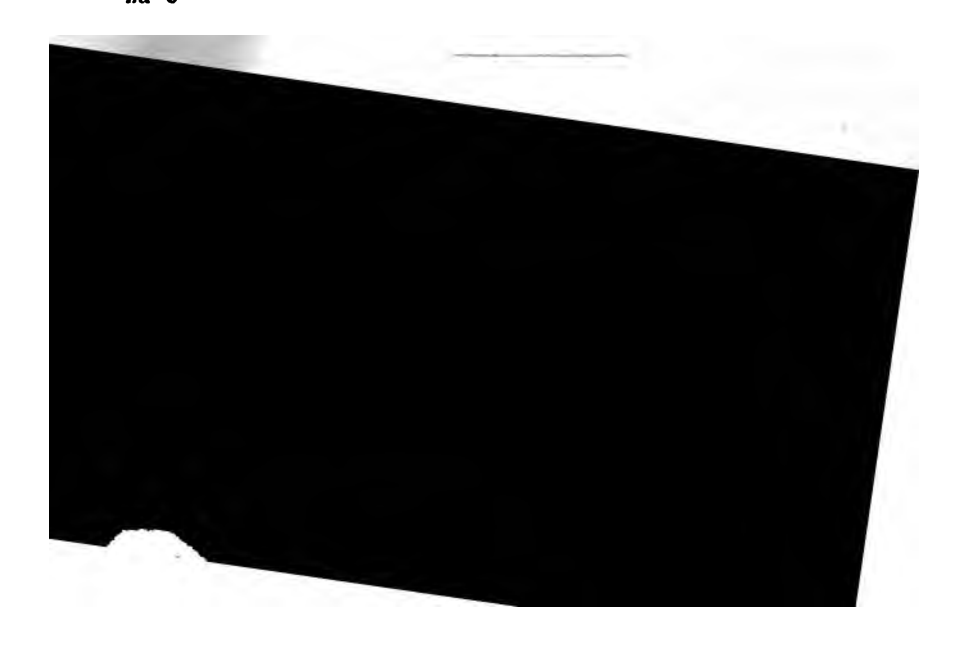
arbeitet, das mögen andere entscheiden Nur eins
Wettstein meinen Schluss von dem Verhalt
Gattung *Alectorolophus* auf jene der Gattung
findet, so mag er diese Auffassung heger
theilen. *Euphrasia* ist eine in ihrer sys
in der Lebensweise *Alectorolophus* so n
mir mein Schluss berechtigt erscheint.
Arten auch eingehender beobachtet
bin ich erbötig, wenn mir Wettste
Material einer frühblühenden A
paares, etwa von *Euphrasia* n
schafft, unsere divergirende A
scheiden. Nur möchte ich
es einmal der Fall war,
Euphrasia-Art den ein

Dass die Aufstellu
schon früher zugegeb
durch die Kulturve
sind für die Art
herauszufinden.
diese überhaup
keiten müs
Sterneck'
man meir
die Art
keit d
zu e

r ... ns ... m, ... gs. ... mor- ... twas ... ühens ... ch diese ... , blüht sie in ... utig, zugleich mit ... *cerum)* habe ich keine ... *nula glomerata* wurde nach ... rallelart *C. serotina* im Ober- ... e *Campanula*, die ich für *C. glome-* ... alern der Nordkette im September und ... reich; ob sie etwa Wettstein's *C. sero-* ... ich nicht zu entscheiden.

...es Institut zu Innsbruck, im October 1902.

... p. 333.



Inhalt

Heftes, Band XXXVIII.

Botanischen Garten durchgeführt worden sei, doch ohne jede genauere Angabe. Seit 1896 beschäftige ich mich mit der Kultur der erstgenannten Arten, trotz vielfacher Variation des Verfahrens erhielt ich doch nur einige gelungene Aufzuchten von *M. silvaticum*, beherrsche aber die Kultur dieser Pflanzen noch keineswegs. Sichere Belege für den von Wettstein vermutheten Saison-Dimorphismus werden hier wohl nur schwer zu erbringen sein.

Ueber *Ononis foetens* und *O. spinosa* bringt Wettstein etwas eingehendere Kulturdaten[1]). Das frühere Eintreten des Blühens bei ersterer ist sicher gestellt; aber in Blüthe befindet sich diese Art weit in den Herbst hinein (jetzt, Ende September, blüht sie in der Innsbrucker Umgebung noch zahlreich und häufig, zugleich mit *O. spinosa)*.

Ueber *Galium (G. praecox* und *G. verum)* habe ich keine Beobachtungen gemacht. Von *Campanula glomerata* wurde nach Wettstein die spätblühende Parallelart *C. serotina* im Ober-Innthal nicht beobachtet. Eine *Campanula,* die ich für *C. glomerata* halte, blüht in den Thälern der Nordkette im September und selbst October noch zahlreich; ob sie etwa Wettstein's *C. serotina* entspricht, wage ich nicht zu entscheiden.

Botanisches Institut zu Innsbruck, im October 1902.

---

1) Ebendort, p. 333.

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

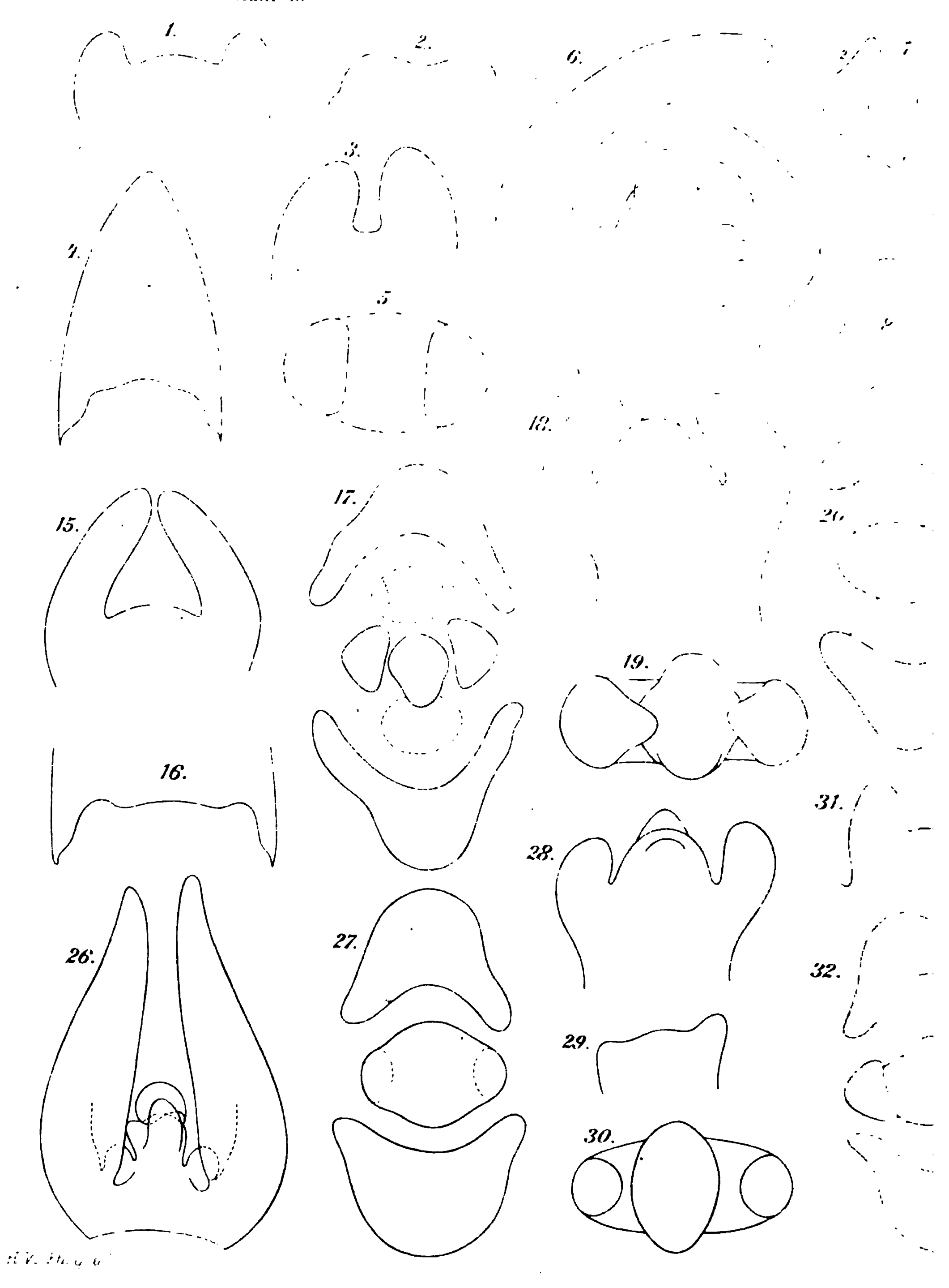
Inhalt

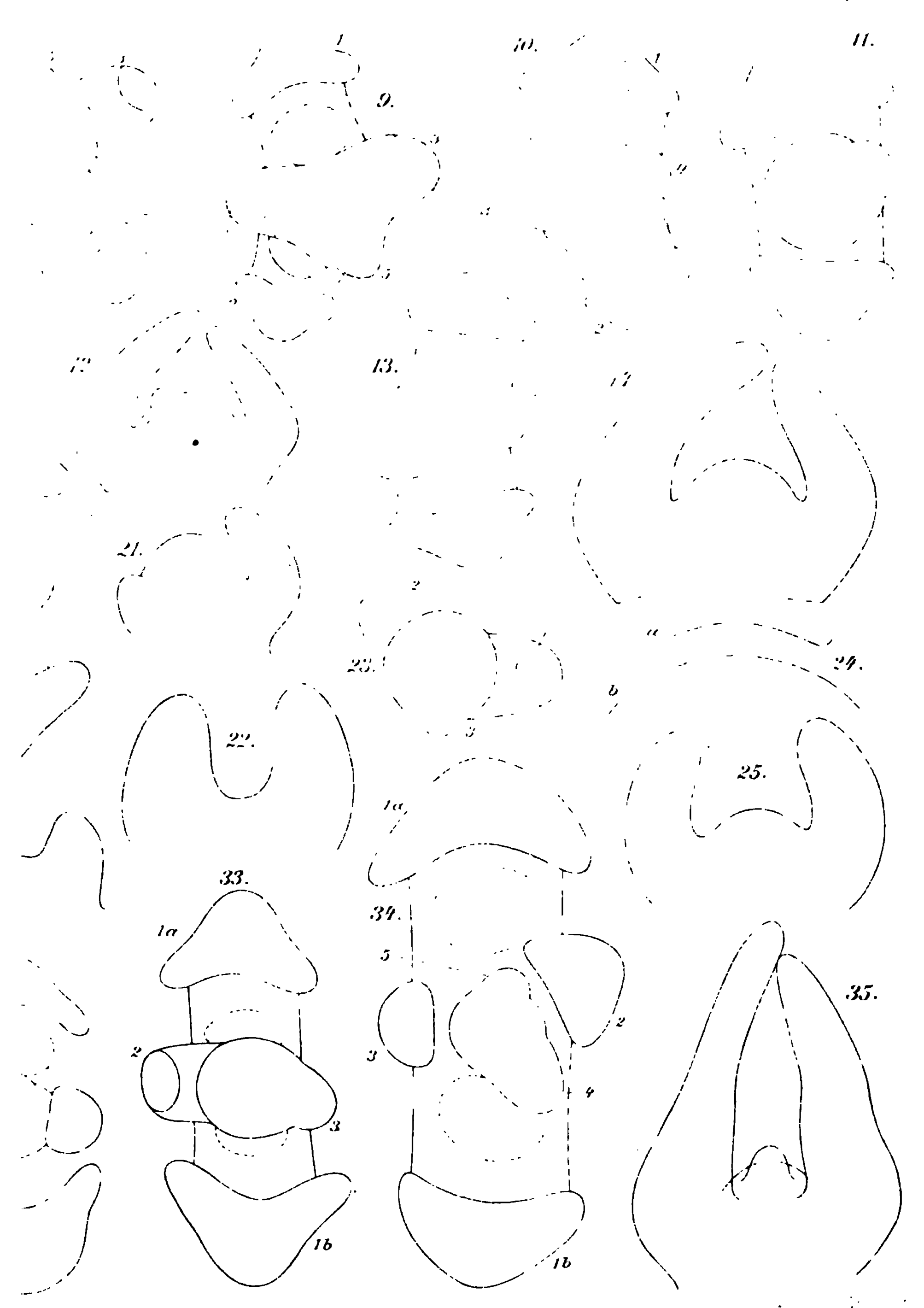
des vorliegenden 4. Heftes, Band XXXVIII.

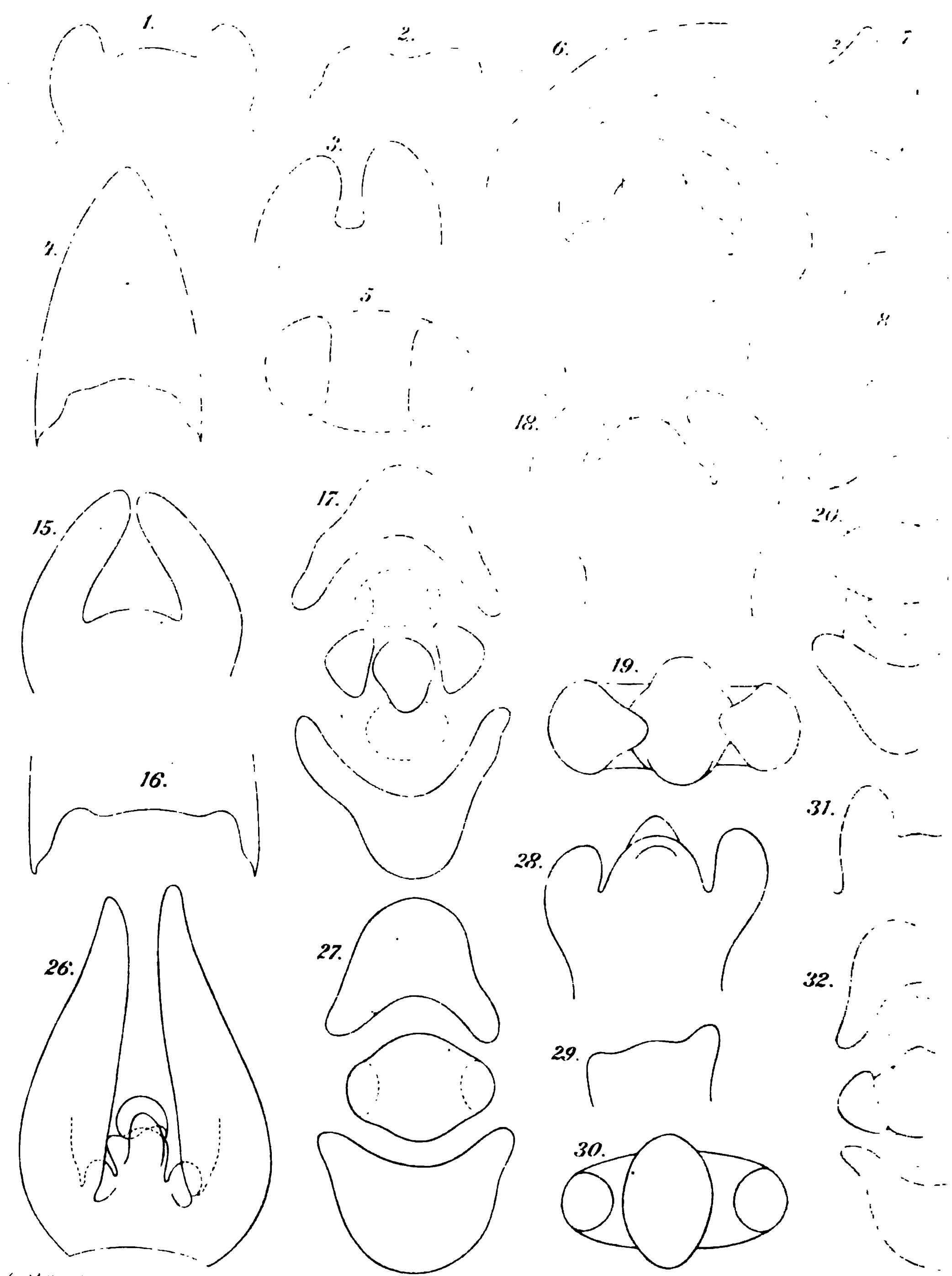




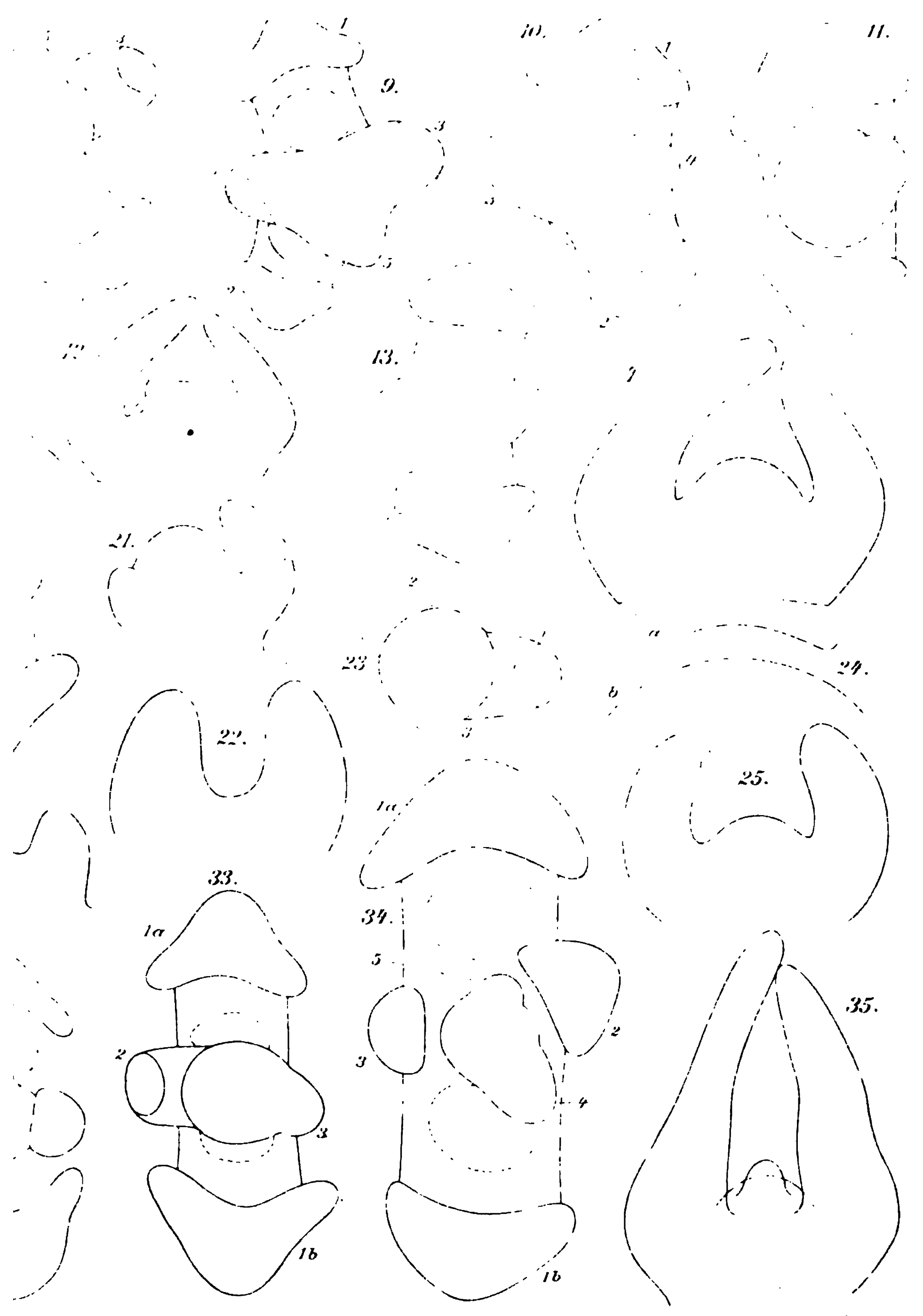



1.
2.
6.
7
3.
4.
5
18.
15.
17.
19.
16.
31.
28.
26.
27.
32.
29.
30.


9.
10.
11.
12.
13.
14.
21.
22.
23.
24.
25.
33.
34.
35.
1a
1b
2
3
4
5

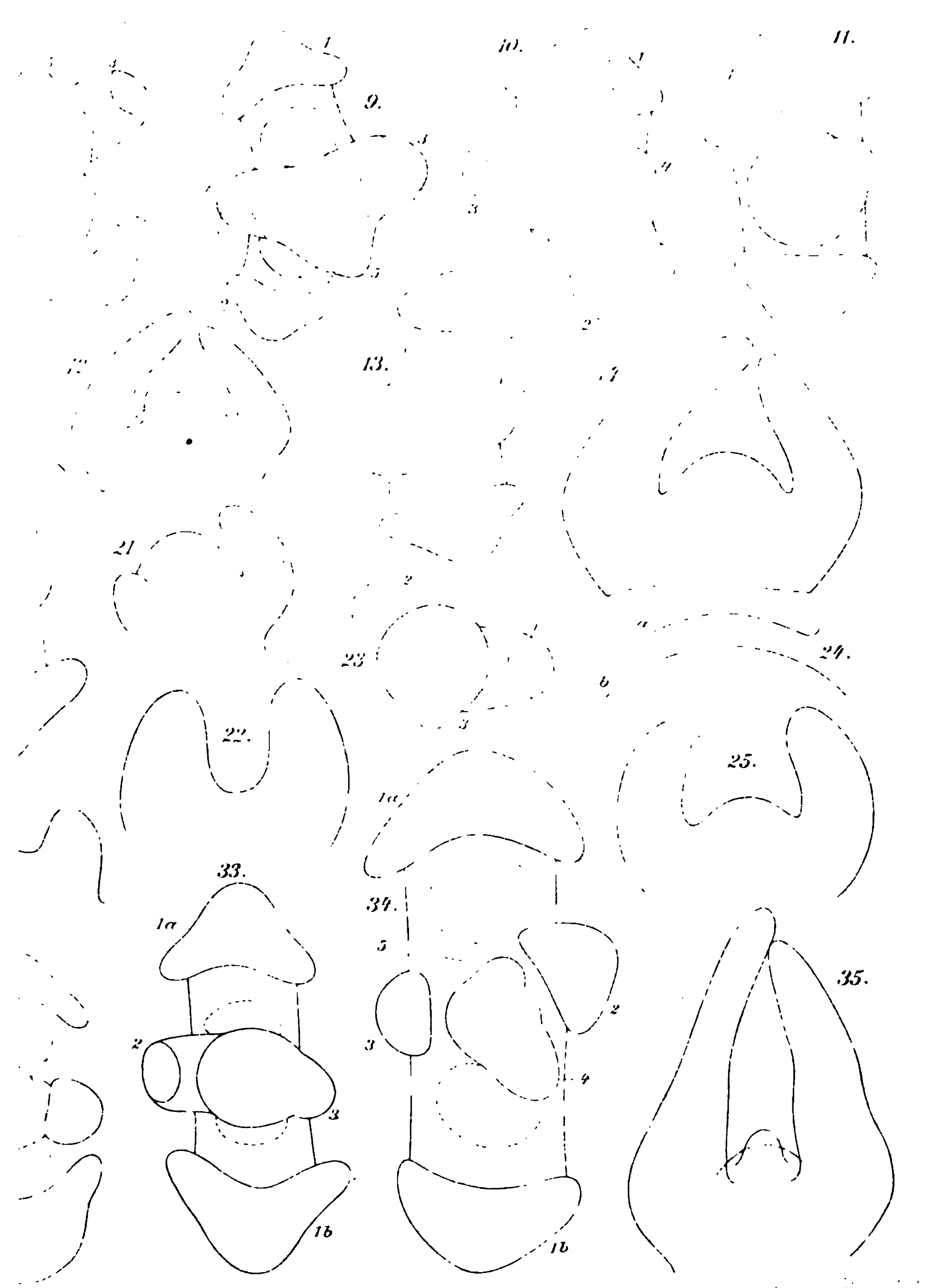


H. F. ... del.

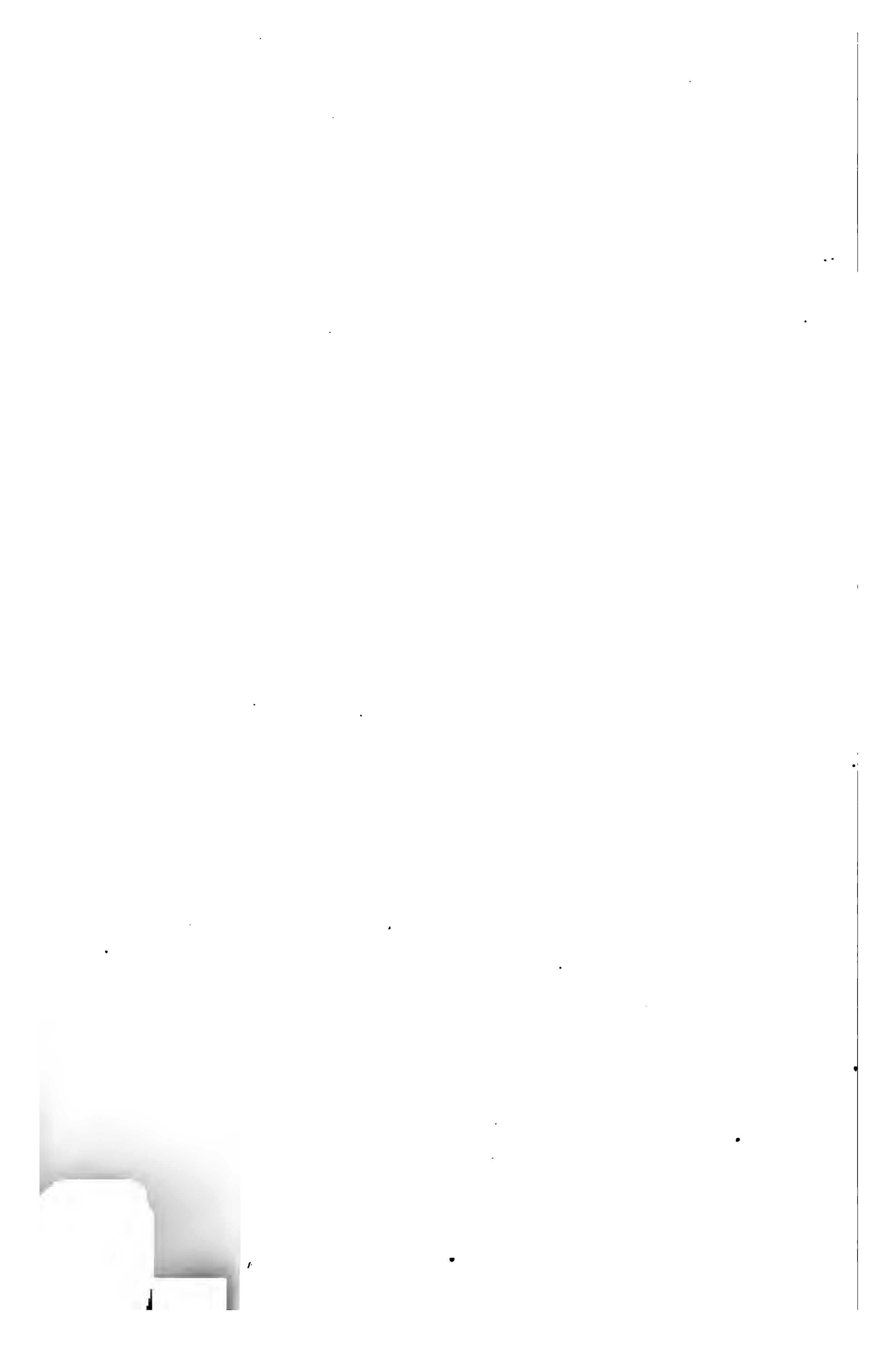


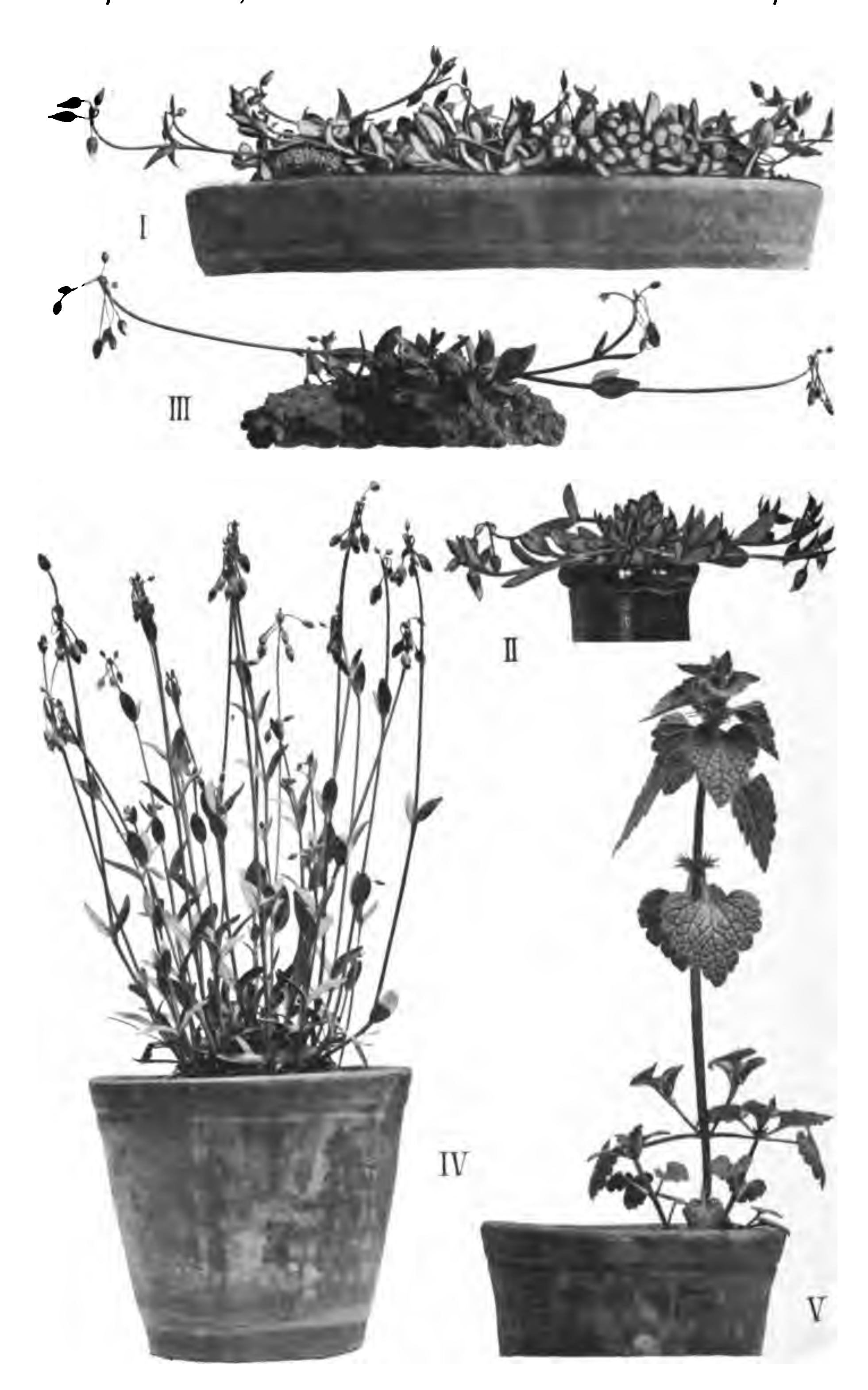
9.
10.
11.
13.
21.
22.
23
24.
25.
33.
34.
35.
1a
1b

1. 2. 6. 7. 3. 4. 5. 8. 18. 17. 15. 20. 19. 16. 31. 28. 26. 27. 32. 29. 30.


9.
10.
11.
13.
21
22.
23
24.
25.
33.
34.
35.
1a
1b
2
3
4
5

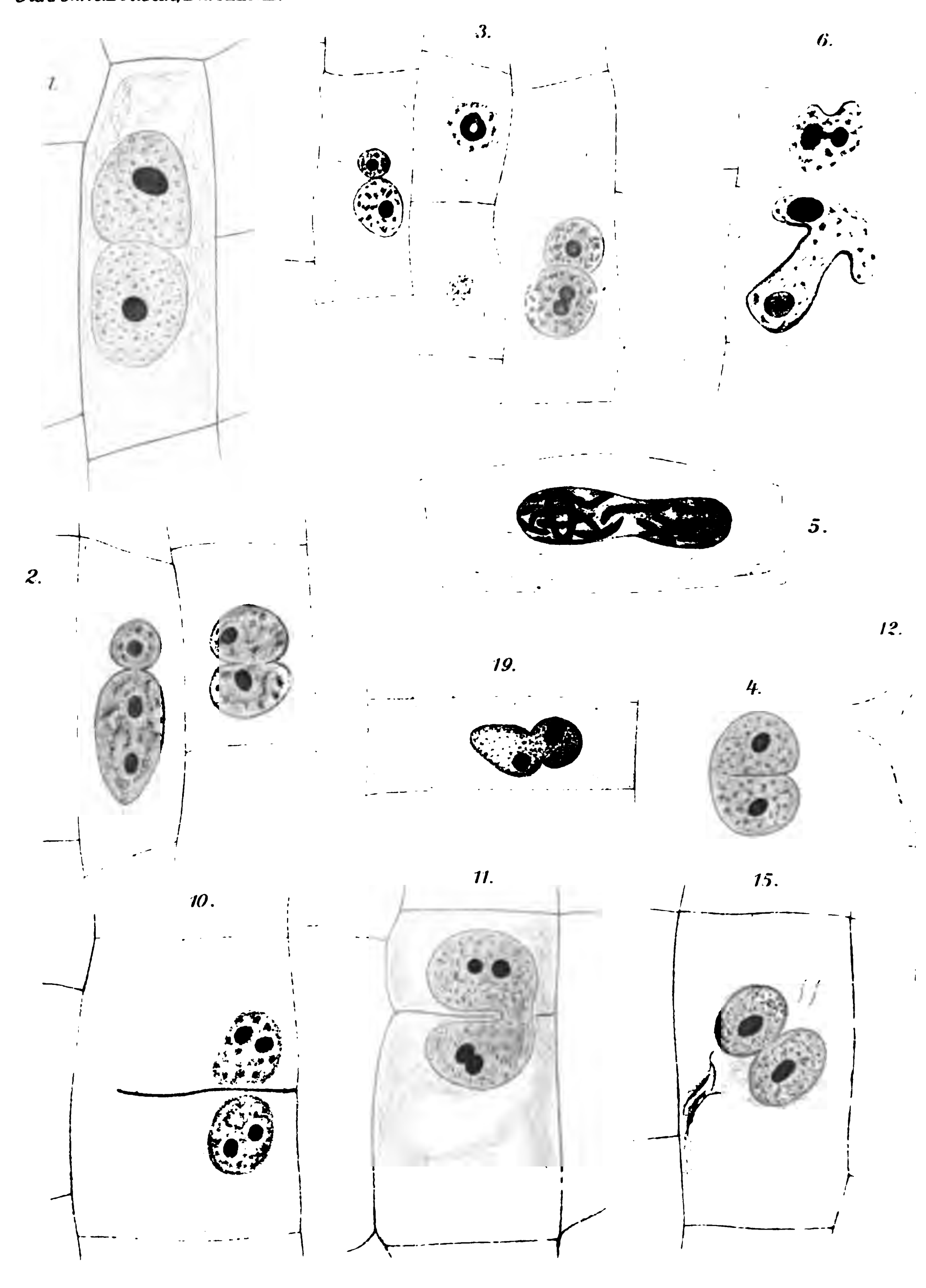


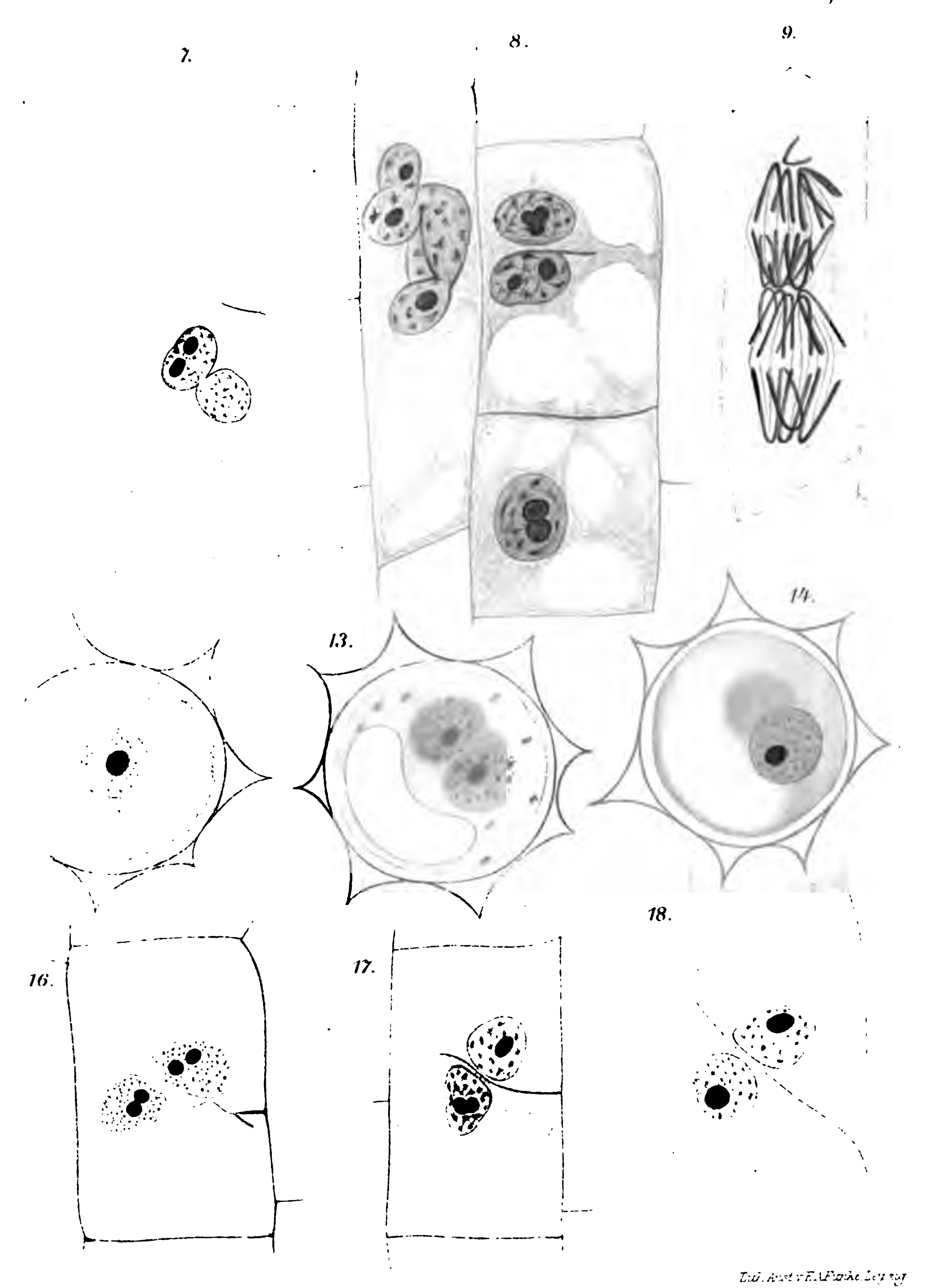



I
III
II
IV
V

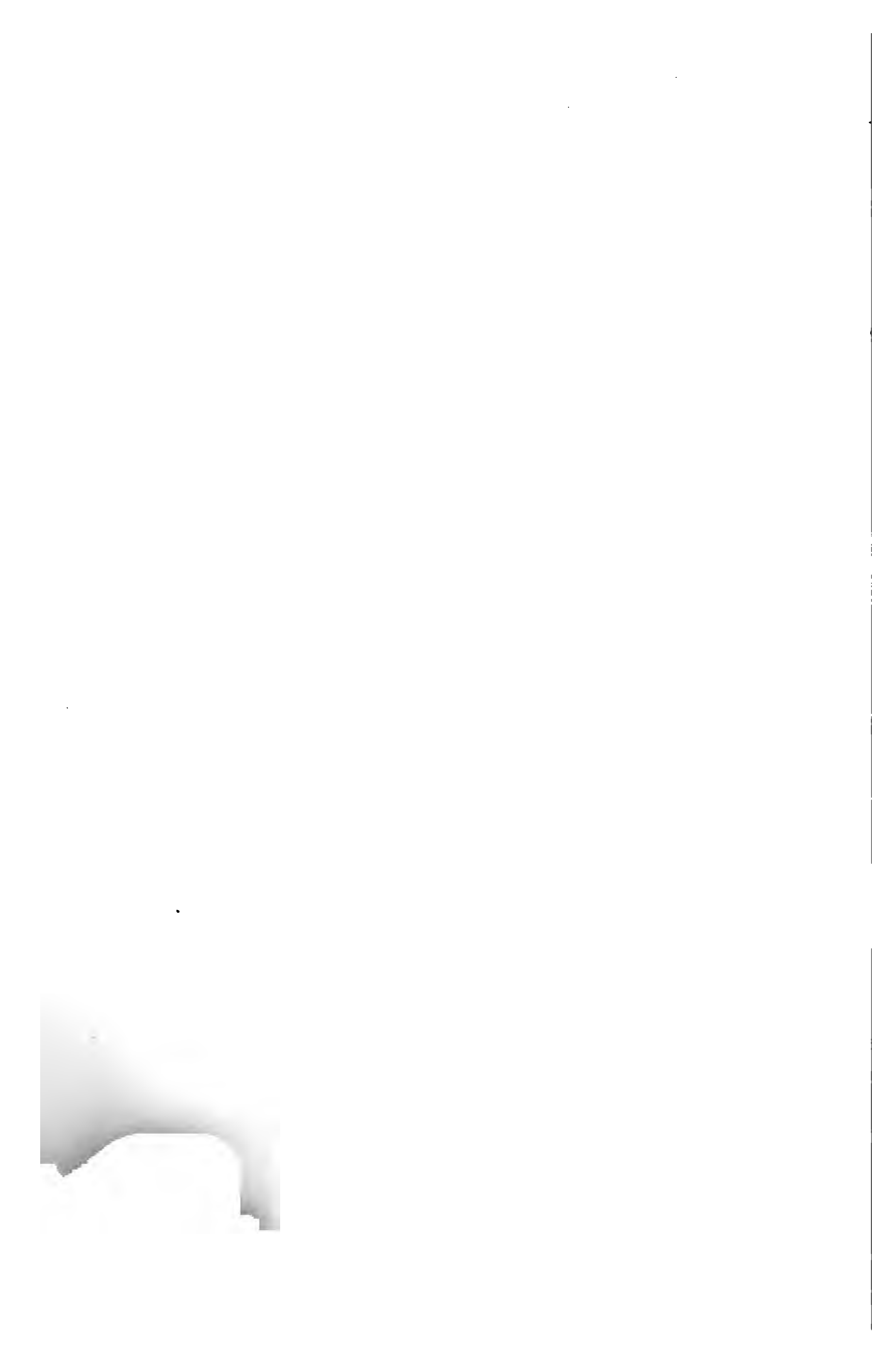

I
II
III


I
II
III

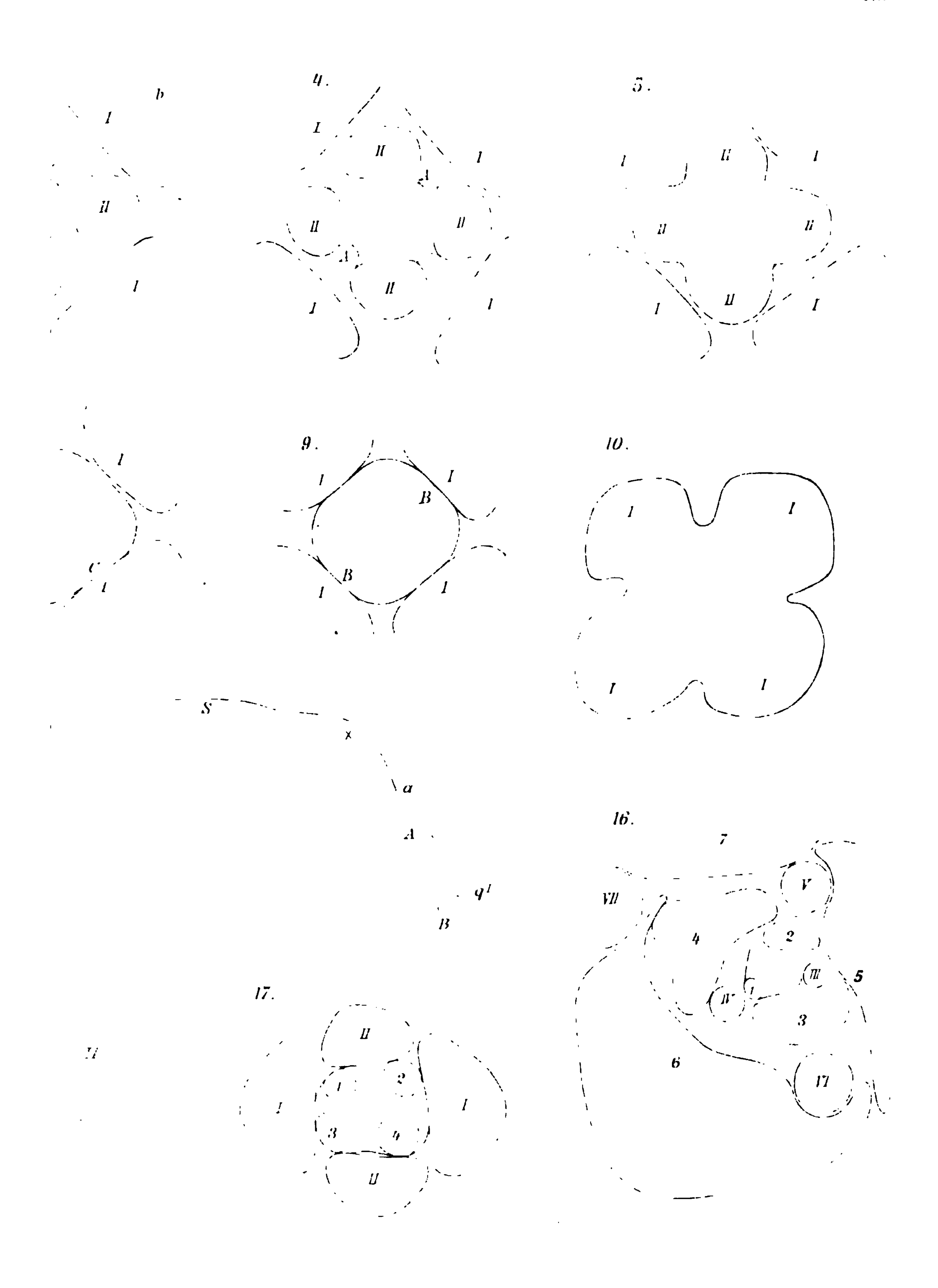

1.
3.
6.
5.
2.
12.
19.
4.
10.
11.
15.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





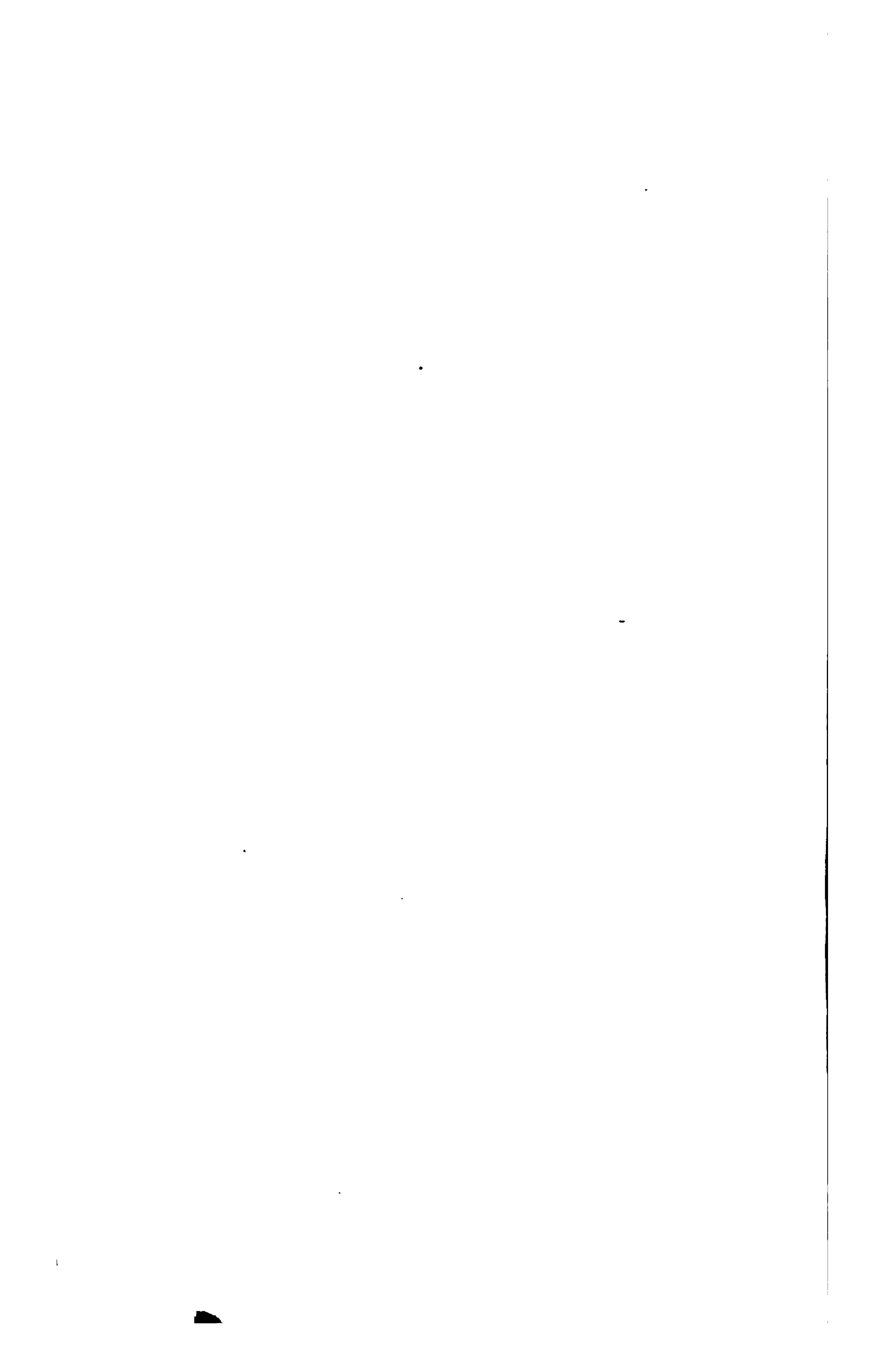

4.
5.
9.
10.
16.
17.

Ne[illegible]

[illegible]

Dr[illegible]
des [illegible]
jus [illegible]

[illegible]








580
J25
v.38
NON CIRCULATING
DO NOT REMOVE
FROM THE LIBRARY
FALCONER